Biblioteca Digital
F C E N - U B A

BIBLIOTECA CENTRAL LUIS F LELOIR
BIBLIOTECA CENTRAL LELOIR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES UBA

Tesis Doctoral

Comportamiento de alimentación de las aves insectívoras del desierto del Monte central: aspectos espaciales y temporales

Guerra Navarro, Carolina Isabel

2016-08-26

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:
Guerra Navarro, Carolina Isabel. (2016-08-26). Comportamiento de alimentación de las aves insectívoras del desierto del Monte central: aspectos espaciales y temporales. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:
Guerra Navarro, Carolina Isabel. "Comportamiento de alimentación de las aves insectívoras del desierto del Monte central: aspectos espaciales y temporales". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2016-08-26.

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

Dirección: Biblioteca Central Dr. Luis F. Leloir, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Intendente Güiraldes 2160 - C1428EGA - Tel. (++54 +11) 4789-9293

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar

Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Comportamiento de alimentación de las aves insectívoras del desierto del Monte central: aspectos espaciales y temporales

Tesis presentada para optar al título de Doctora de la Universidad de Buenos Aires en el área de Ciencias Biológicas.

Lic. Carolina Isabel Guerra Navarro

Director de tesis: Dr. Víctor Rodolfo Cueto

Consejero de Estudios: Dra. María Busch

Lugar de trabajo: Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto (ECODES), Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

Buenos Aires, 26 de agosto 2016

Comportamiento de alimentación de aves insectívoras del desierto del Monte central: aspectos espaciales y temporales

RESUMEN

En este trabajo se estudió el comportamiento de alimentación de tres especies de aves insectívoras en el desierto del Monte central: *Stigmatura budytoides, Poospiza torquata* y *Serpophaga griseicapilla.* Se evaluó la selección de especies de plantas como sitios de alimentación, el comportamiento de búsqueda del alimento y las maniobras utilizadas por las aves para capturar a sus presas. El comportamiento fue analizado tanto a escala espacial (entre ambientes con diferente estructura de la vegetación: algarrobales y jarillales), como a escala temporal (cambios estacionales e interanuales). Durante las estaciones de primavera-verano las tres especies de aves mostraron un fuerte patrón de selección por *Prosopis flexuosa* (algarrobo) como sitio de alimentación en los dos tipos de ambientes estudiados. Además, para *S. budytoides* este patrón se mantuvo durante el otoño-invierno. Comparado con el resto de las especies leñosas, la mayor abundancia y biomasa de artrópodos por individuo de algarrobo, tanto en la época estival como la invernal, podría estar explicando esta selección por parte de las tres especies. No obstante, se registraron para *S. budytoides* cambios estacionales en el uso de maniobras de captura. Durante la época invernal se observó un mayor uso de maniobras aéreas y menor uso de maniobras de recolección comparado con las temporadas de primavera-verano; esto podría deberse a los cambios en el tipo de artrópodos y sus abundancias. Las tres especies de aves variaron interanualmente el uso de los distintos tipos de movimientos de búsqueda, y en *S. griseicapilla* se observó además una variación interanual en el tipo de maniobras de captura utilizado. La variación en los tipos y tamaños de presas podría haber determinado los cambios observados interanualmente en el comportamiento de las aves. A escala espacial no se encontraron diferencias en el comportamiento de las aves a pesar de las diferencias estructurales de los ambientes estudiados. La flexibilidad encontrada en algunas variables del comportamiento de alimentación de las aves estudiadas aporta información sobre los posibles mecanismos que les permitirían mantener el patrón de selección por *Prosopis flexuosa* como sitio de alimentación en la porción central del desierto del Monte.

Palabras claves: comportamiento de alimentación, aves insectívoras, Ñacuñán, desierto del Monte, flexibilidad, abundancia de artrópodos.

Foraging behavior of insectivorous birds in central Monte desert: spatial and temporal aspects

ABSTRACT

I studied the foraging behavior of three species of insectivorous birds in central Monte desert: *Stigmatura budytoides, Poospiza torquata* and *Serpophaga griseicapilla*. For each species I evaluated their selection of plant species as feeding sites, searching behavior, and maneuvers used to capture prey. I also evaluated the changes in their foraging behavior both at a temporal (seasonal and interannual) and spatial scale (i.e., between two habitats with different vegetation structure: mesquite open woodland and creosotebush shrubland). The three bird species strongly selected *Prosopis flexuosa* (mesquite) as feeding site on both habitat types during spring-summer. *Stigmatura budytoides* also selected *P. flexuosa* during autumn-winter despite phenological changes of these trees. *Prosopis flexuosa* showed the highest arthropod abundance and biomass per individual plant (both in summer and winter), which could explain the strong selection patterns observed in the insectivorous birds. The maneuvers, used for catching prey by *S. budytoides* changed seasonally (with more aerial maneuvers used and less use of gleaning maneuvers in autumn-winter, compared to the spring-summer seasons); probably due to the seasonal changes in the abundance and types of arthropods by the loss of foliage in *P. flexuosa* trees. The three bird species showed interannual variation in their searching movements, and *S. griseicapilla* also showed interannual variation in the type of capture maneuvers. Interannual variation in prey type and size could have determined the observed changes in the bird behavior. I did not observe differences at the spatial scale, since foraging behavior was similar in both habitats.

The flexibility in some foraging behavior variables observed in the bird species studied in this thesis, provides information on the possible mechanisms that would allow these birds to maintain a strong selection for *P. flexuosa* trees as feeding site in central Monte desert.

Key words: foraging behavior, insectivorous birds, Ñacuñán, central Monte desert, flexibility, arthropods abundance.

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a todos los que de alguna manera colaboraron en la realización de esta tesis. Agradezco a mi director de doctorado, Víctor Cueto, por su confianza, su incentivo y su paciencia a lo largo de estos (muchos) años. Agradezco por nuestros acuerdos y desacuerdos, porque de todos fui aprendiendo.

Quiero agradecer en particular a Taty (María Cecilia Sagario) por ser casi una directora más en los primeros años (y en los que vinieron…), por enseñarme a trabajar en el monte mendocino, por el trabajo compartido en las largas campañas, por enseñarme una y otra vez el nombre de los "pajaritos de Ñacuñán", y por muchas cosas más! Gracias por los viajes BA-Mendoza-BA en Fito junto al CD viajero soportando a esta copilota.

Agradezco a todos los integrantes de Ecodes, tanto de Mendoza como de Buenos Aires, tanto por el trabajo formal (en el campo, los congresos, los intercambios y debates, seminarios) como por todo lo compartido extra laboratorio y campo (alegrías y tristezas, mates y cervezas, ánimos y desánimos con el sistema científico, etc). No quiero dejar de mencionar a todos los ecodianos y ex-ecodianos con los que compartí los años de mayor trabajo en el campo, incluso muchos sufrieron conmigo los "benditos muestreos de artrópodos" (gracias infinitas de verdad!!!): Taty, Bea, María del Mar, Laura, Gilda, Agustín, Maru, Lucía, Paula, Juan Manuel, Gaby, Rodrigo, Sergio. A los "grandes" de Ecodes: Luis, Javier, Víctor y Fernando por los intercambios en estos años.

Taty y Agustín muchas gracias por leer los capítulos de mi tesis a pesar del tan poquito tiempo con el que se los envié. Laurita gracias por el aliento en la recta final, por escucharme siempre que necesité una oreja!

También agradezco a los tantos estudiantes voluntarios que me acompañaron en las campañas y a los que colaboraron con la limpieza y observación de las muestras de artrópodos (Belén, Milena, Euge, Cintia, Anahí, Javier, Pablo, Natalia, Juliana).

Agradezco también a las chicas del labo que compartimos estos últimos tiempos: Flor, Caro P., Brenda y María.

A mis compañeros de mis distintos entornos laborales que me alentaron en estos últimos meses: mis compañeros del Plan Nacional de Enseñanza de las Ciencias y mis compañeros de la Secretaría de Extensión de la FCEyN, especialmente a Ana Quaglino por su ánimo y aliento.

Quisiera agradecer a todos mis amigos, los de la facultad (Pipi, Juli, Gero, Vero, Maru, María, Pablo, Jime, Sole, Fer, Eli, Tami y a todos los que se fueron sumando) y mis amigos "no-biólogos", a mis hermanos de comunidad y familiares por apoyarme todos

estos años, por alentarme a terminar esta etapa, por preguntar y también a veces por dejar de preguntar por “la tesis”. Gracias infinitas a mis viejos y mis hermanos porque a pesar de no entender mucho qué es esto de ser doctoranda se aguantaron mis ausencias, mis angustias, mis alegrías y siempre me motivaron y apoyaron.

Gracias a Esteban por este último tiempo, por esperarme, escucharme, alentarme y siempre siempre siempre confiar en mí.

Quiero agradecer a la Agencia de Promoción Científica y Técnica por la primera beca doctoral otorgada y a la Universidad de Buenos Aires por el financiamiento del proyecto y por otorgarme otra beca para la continuación de esta tesis. Agradezco además a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la UBA por la posibilidad de alcanzar mi formación de grado y de posgrado de manera gratuita, pública y con su alto nivel académico.

Finalmente agradezco a la gente de Ñacuñán que hizo que las estadías allá sean más amenas: a Virgilio, nuestro “dealer” de cervezas y víveres, a la Oli y sus panes caseros, a doña Tránsito y don Blanco y sus cálidos mates dulces. Gracias a la magia del desierto mendocino y a sus hermosos atardeceres.

.

ÍNDICE

CAPÍTULO 1- INTRODUCCIÓN GENERAL 8
Área de estudio 13
Aves de la Reserva de Ñacuñán 19
Objetivos y organización de la tesis 25

CAPÍTULO 2 - ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN Y ABUNDANCIA DE ARTRÓPODOS EN DOS HÁBITATS CONTRASTANTES DEL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL 27
INTRODUCCIÓN 28
OBJETIVOS 31
MÉTODOS 31
Precipitaciones 31
Estructura vertical de la vegetación y cobertura de las especies leñosas 32
Arquitectura del follaje de las especies leñosas 32
Abundancia y biomasa de artrópodos de follaje 35
Caracterización de las especies de plantas según la importancia de distintos órdenes de artrópodos 42
RESULTADOS 43
Patrón de precipitaciones 43
Cobertura de las principales especies leñosas 44
Arquitectura del follaje de las especies leñosas 45
Biomasa de artrópodos de follaje 48
Biomasa de artrópodos por unidad de volumen en las distintas especies de plantas 49
Biomasa de artrópodos por pie vegetal 55
Caracterización de las especies de plantas según la importancia de distintos órdenes de artrópodos 57
DISCUSIÓN 62

CAPÍTULO 3 - SELECCIÓN DE SITIOS DE ALIMENTACIÓN POR AVES INSECTÍVORAS EN EL DESIERTO DEL MONTE: DINÁMICA ESPACIAL Y ESTACIONAL 66
INTRODUCCIÓN 67
OBJETIVOS 71
MÉTODOS 72
Comportamiento de alimentación de las aves 72
Tratamiento de datos del comportamiento de alimentación 74
Análisis estadísticos 75
RESULTADOS 76
Selección de especies de plantas 76

Uso de sustrato 78
Selección de alturas de alimentación 80
Selección de maniobras de ataques.....82
DISCUSIÓN..... 84

CAPÍTULO 4 - VARIACIONES INTERANUALES EN EL COMPORTAMIENTO DE BÚSQUEDA Y ATAQUE DE PRESAS EN AVES INSECTÍVORAS DEL DESIERTO DEL MONTE.....91
INTRODUCCIÓN..... 92
OBJETIVOS..... 94
MÉTODOS..... 95
Comportamiento de alimentación de las aves.....95
Abundancia y biomasa de artrópodos en el follaje *Prosopis flexuosa*.....99
RESULTADOS 101
Comportamiento de alimentación de las aves..... 101
Abundancia y biomasa de artrópodos 107
Distribución de frecuencias de biomasa de artrópodos 109
DISCUSIÓN..... 111

CAPÍTULO 5- DISCUSIÓN GENERAL.....116
Plasticidad comportamental en las tres especies de aves..... 117
Selección de algarrobos como sitio de alimentación 121
Importancia de los algarrobales en el Monte central..... 122

BIBLIOGRAFÍA.....123

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

El enfoque tradicional para investigar la selección del hábitat por las aves ha sido a través de aproximaciones correlativas (Cody 1985, Block y Brennan 1993). Esta metodología puede presentar dificultades en cuanto a la correcta elección de las variables del hábitat que se utilizan en el análisis de correlación (Block y Brennan 1993); y los procesos involucrados en las asociaciones que se encuentran continúan siendo un problema de conjeturas (Wiens 1989).
Una alternativa a dicho enfoque es estudiar los patrones de uso de hábitat por parte de las aves (y las características del ambiente que influyen en dichos patrones) desde una aproximación comportamental. A través del estudio del comportamiento de alimentación uno podría acercarse a los mecanismos que determinan los patrones del uso del hábitat y realizar un examen directo de cómo realmente las aves lo utilizan (Holmes 1990, Moermond 1990, Jahn et al. 2006). De esta manera se investigan y realizan detalladas descripciones del sistema de explotación de los recursos de las aves (Robinson y Holmes 1982, 1984) incluyendo tanto los procesos de selección (de sitios de alimentación y de presas), el comportamiento de búsqueda de alimento (movimientos que el ave realiza dentro del parche seleccionado) y las maniobras utilizadas para capturar a sus presas.

La gran mayoría de los trabajos acerca del comportamiento de alimentación de las aves en el Nuevo Mundo fueron llevados a cabo en América del Norte (e.g., Maurer y Whitmore 1981, Robinson y Holmes 1982, Wiens et al. 1987, Petit et al. 1990, Sodhi y Paszkowski 1995); principalmente en bosques templados y deciduos (Van Bael et al. 2008). En América del Sur también se han realizado varios estudios sobre el comportamiento de alimentación de aves, muchas de

ellas insectívoras, abarcando distintos ambientes (principalmente bosques) como: bosques de montaña en Perú (Fitzpatrick 1980, Lloyd 2008), bosques secundarios costeros de Argentina (Cueto y Lopez de Casenave 2002), bosques semideciduos del sur de Brasil (de Mendonça-Lima et al. 2004), bosques en galería en el cerrado brasilero (Marini y Cavalcanti 1993), pastizal del cerrado del este boliviano (Jahn et al. 2010).

Sin embargo muy pocos estudios se han hecho en ambientes áridos sudamericanos (pero ver Engelis y Kelt 2009, 2011). Los ambientes desérticos son interesantes sistemas para estudiar, considerados como "laboratorios de la naturaleza" por algunos autores, ya que la selección natural está obrando en su manera más extrema (Ward 2009). Durante la última mitad del siglo XX, una considerable cantidad de trabajos han estudiado muchos aspectos de la ecología de los desiertos y sus organismos (Whitford 2002). A pesar de esta explosión de información, aún falta estudiar muchos patrones y entender sus procesos subyacentes que permitan alcanzar una mayor comprensión de la ecología de estos sistemas (Whitford 2002). Por lo tanto, el aporte de información sobre el comportamiento de alimentación de las aves y sus dinámicas temporales y espaciales contribuirá a un mayor entendimiento de los sistemas áridos.

Insectivoría. Comportamiento de alimentación de aves insectívoras

Varios estudios han determinado que las aves insectívoras, al igual que las frugívoras y granívoras, son importantes en la dinámica de diversos ecosistemas (ver referencias en Sekercioglu 2006). Distintos estudios han evaluado la predación de artrópodos por parte de las aves insectívoras y han analizado el papel que cumplen éstas al otorgar diversos servicios al ecosistema y beneficios económicos (Sekercioglu 2006, Whelan et al. 2008). Entre dichos servicios se ha encontrado que las aves pueden controlar las poblaciones de insectos herbívoros que se alimentan de las plantas (Marquis y Whelan 1994, Greenberg et al. 2000) y reducir el daño hacia dichas plantas (Mazía et al. 2004, Van Bael et al. 2008, ver revisión de Whelan et al. 2008).

Conociendo que las aves insectívoras pueden tener efectos sobre la dinámica de los ecosistemas, resulta interesante estudiar cómo se comportan en su

búsqueda de alimento y determinar el grado de selección por las especies de árboles o arbustos donde buscan a sus presas.

El comportamiento de alimentación de las aves se puede diferenciar en cinco componentes secuenciales: *1. búsqueda* (movimientos previos al avistaje del alimento)*, 2. ataque* (movimientos dirigidos al alimento una vez avistado)*, 3. sitio de alimentación, 4. alimento* (tipo, tamaño) y *5. manipulación del alimento*. Estos componentes no son totalmente independientes pero la clasificación ayuda a la cuantificación y posterior análisis (Remsen y Robinson 1990).

La selección de especies de plantas como sitios de alimentación es uno de los componentes más estudiados. Además, se han analizado los factores que pueden determinar la selección de los sitios de alimentación, que entre los más importantes se encuentran: 1) la abundancia y distribución de las presas (Holmes y Robinson 1981, Robinson y Holmes 1984, Holmes y Schultz 1988, Whelan 1989, Hino et al. 2002); 2) la arquitectura del follaje de las plantas, la cual influye en la detectabilidad y acceso a las presas (Holmes y Robinson 1981, Whelan 1989, Parrish 1995, Unno 2002, Park 2005, Park et al. 2008, Whelan 2001); 3) la composición química del follaje de las plantas (Recher et al. 1996, Greenberg y Bichier 2005); y 4) las habilidades y características morfológicas de las aves para percibir y capturar el alimento (Moreno y Carrascal 1993, Forstmeier y Keßler 2001).

Otros componentes del comportamiento de alimentación (una vez que las aves ya han seleccionado un sitio donde buscar alimento) son los movimientos que las aves realizan buscando a sus presas. Por ejemplo, las tasas de movimientos pueden reflejar la intensidad de exploración de un área y cuánto se mueven las aves de una percha a otra en busca de sus presas (Robinson y Holmes 1982). Estos movimientos de búsqueda del alimento pueden verse afectados por determinadas características estructurales de la vegetación, que influyen en la manera en que las aves se mueven a través del microhábitat (Robinson y Holmes 1982, Robinson y Holmes 1984). Por ejemplo, el número y la disposición de las hojas a lo largo de las ramas pueden determinar cuántas hojas son exploradas desde una rama, y también pueden determinar la facilidad de capturar una presa por parte del ave (Robinson y Holmes 1982).

Para las aves del desierto del Monte si bien existen estudios sobre selección de especies de plantas como sitios de alimentación (Blendinger 2005, Lopez de Casenave et al. 2008), no se han analizado los movimientos de búsqueda ni sus tasas de cambio.

Dinámica temporal y espacial del comportamiento de alimentación

Las aves pueden modificar su comportamiento de alimentación tanto temporal como espacialmente, es decir que pueden presentar variaciones de acuerdo a la estación del año (Ford et al. 1990, Miles 1990, Chouteau y Fenosoa 2008, Böhm y Kalko 2009) o presentar variaciones interanuales (Miles 1990, Hejl et al. 1990, Szaro et al. 1990); y también se pueden comportar de una manera determinada de acuerdo a la complejidad estructural de la vegetación de diferentes hábitats (Maurer y Whitmore 1981, Sabo y Holmes 1983).

En cuanto a las diferencias espaciales se ha encontrado que varias especies de aves tuvieron una mayor amplitud de uso de distintos sustratos para buscar alimento en un bosque secundario comparado con otro ambiente de menor complejidad estructural (Adamík et al. 2003) debido a que se considera que los hábitats más complejos ofrecen a las aves mayor diversidad de microhábitats para buscar alimento (Karr y Roth 1971).

En cuanto a las diferencias estacionales en el comportamiento de alimentación, éstas se deben principalmente al cambio en la disponibilidad de recursos alimenticios (Chouteau y Fenosoa 2008, Ghosh et al. 2011) o al cambio en la fenología de las plantas (Ghosh et al. 2011). En la Reserva de Biósfera de Ñacuñán el patrón general en cuanto a los recursos alimenticios para las aves insectívoras es que durante el otoño y el invierno la abundancia de artrópodos es mucho menor que durante la primavera y el verano (Debandi 1999). Frente a esta variación temporal las aves insectívoras de Ñacuñán pueden enfrentar las restricciones y oportunidades que les ofrece el ambiente utilizando dos estrategias: 1) desarrollar un comportamiento migratorio, evitando así los períodos de escasez de alimento al abandonar el sitio (Marone 1992a) o 2) permanecer como residentes del área modificando aspectos de su comportamiento de alimentación para enfrentar dichos cambios (Lopez de Casenave et al. 2008) (más adelante en la sección *Aves de la Reserva de*

Biósfera de Ñacuñán se especificarán las estrategias de las aves estudiadas en esta tesis).

ÁREA DE ESTUDIO

El Desierto del Monte

La Provincia Biogeográfica del Monte se extiende en forma de faja, en un gran territorio que va desde el este de la cordillera de los Andes ensanchándose hacia el sur y llegando hasta el Océano Atlántico (Fig. 1). A pesar de su extensión latitudinal, las características climáticas y la fisonomía y composición florística son muy homogéneas.

El clima en el Monte es cálido y seco. Las causas principales de la aridez de esta zona son las barreras formadas por la cordillera de los Andes al oeste y las Sierras Pampeanas al noreste (Mares et al. 1985). Las temperaturas promedio anuales solo varían entre 13.4º y 17.5º (Cabrera 1976). En cuanto a las precipitaciones, éstas muestran un marcado gradiente decreciente oeste-este, variando entre 80 mm y 300 mm anuales, aunque en pocos lugares sobrepasan los 200 mm (Morello 1958, Mares et al. 1985). Existe una gran estacionalidad con respecto a las lluvias ya que están restringidas al verano, con una estación seca que dura un máximo de nueve meses, excepto en el sur donde las lluvias tienden a distribuirse más regularmente a lo largo del año (Morello 1958, Mares et al. 1985).

El tipo de vegetación dominante y característica del Monte es la estepa arbustiva de *Larrea* spp. o jarillal. Son matorrales de 1.5 - 2.5 m de altura (sin sobrepasar los 3 m) con arbustos de follaje perenne. Secundariamente aparecen cactáceas (en el norte) o árboles bajos y arbustos de tamaño mediano (Morello 1958, Cabrera 1976). La cobertura de herbáceas es espacialmente variable, dependiendo de la variabilidad en las precipitaciones y del impacto de la ganadería.

Entre la estepa arbustiva suelen aparecer bosques, siendo el más común el algarrobal o bosque de *Prosopis* spp. de poca extensión (Morello 1958), que se presentan en márgenes de ríos o en zonas de subsuelo húmedo con napa freática poco profunda (Cabrera 1976), más comunes en la región central. El algarrobal es un bosque abierto con árboles espinosos de altura variable (hasta

15 m) y de follaje deciduo. La principal especie es *Prosopis flexuosa* que suele estar acompañada por *Prosopis chilensis, Jodina rhombifolia, Geoffroea decorticans, Prosopis alba* y *Prosopis nigra* (Morello 1958, Cabrera 1976). El estrato arbustivo, generalmente espinoso, suele estar bien desarrollado con especies como *Capparis atamisquea, Schinus polygamus* y *Condalia* spp., mientras que el estrato herbáceo, en general, es pobre (Morello 1958).

Reserva de Biosfera de Ñacuñán

Este trabajo se realizó en la Reserva de Biosfera de Ñacuñán (34° 03' S, 67° 54' O), ubicada en la porción central de la provincia biogeográfica del Monte, en el centro-este de la Provincia de Mendoza (Fig. 1 y 2). La Reserva tiene una extensión de 12800 ha y su fisonomía es una llanura levemente ondulada con una altura sobre el nivel del mar de 540 m. Posee suelos limo-arenosos pobres en materia orgánica y sin cursos de agua permanentes. Lopez de Casenave (2001) describe con mayor detalle las características biogeográficas, históricas, geomorfológicas, climáticas y de la vegetación de la Reserva de Ñacuñán. Aquí sólo se describirán las características relevantes para el tema de estudio.

Los principales ambientes de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán son: el algarrobal de *Prosopis flexuosa* (que ocupa la llanura ondulada) y el jarillal de *Larrea cuneifolia* (restringido a franjas de suelos arcillosos) (Roig 1971). En la Reserva los algarrobales ocupan la mayor superficie, siendo el principal ambiente (Fig. 2).

Los algarrobales son bosques abiertos de *Prosopis flexuosa*, donde los individuos de esta especie no se tocan las copas (Fig. 3). El estrato arbóreo está representado por el algarrobo, el cual suele estar acompañado por el chañar (*Geoffroea decorticans*, de menor cobertura y por lo general en grupos de varios ejemplares). El estrato arbustivo está principalmente representado por la jarilla *Larrea divaricata* (con follaje abierto y perenne). Otros arbustos de importancia son *Condalia microphylla, Capparis atamisquea* y *Atriplex lampa*. En el estrato herbáceo predominan las gramíneas como *Pappophorum* spp., *Digitaria californica, Trichloris crinita, Aristida* spp. y *Jarava (Stipa) ichu*.

El segundo ambiente de importancia es el jarillal (Fig. 4) dominado por *Larrea cuneifolia*; este ambiente ocupa anchas franjas que se intercalan en el

algarrobal. En este ambiente el algarrobo tiene una densidad muy baja, con individuos aislados separados por grandes distancias y el resto de los arbustos frecuentes en los algarrobales presentan menor cobertura. Esto determina que el jarillal sea un ambiente más homogéneo, con menor estratificación vertical (dos estratos) comparado con el algarrobal (tres estratos) (Marone 1991).

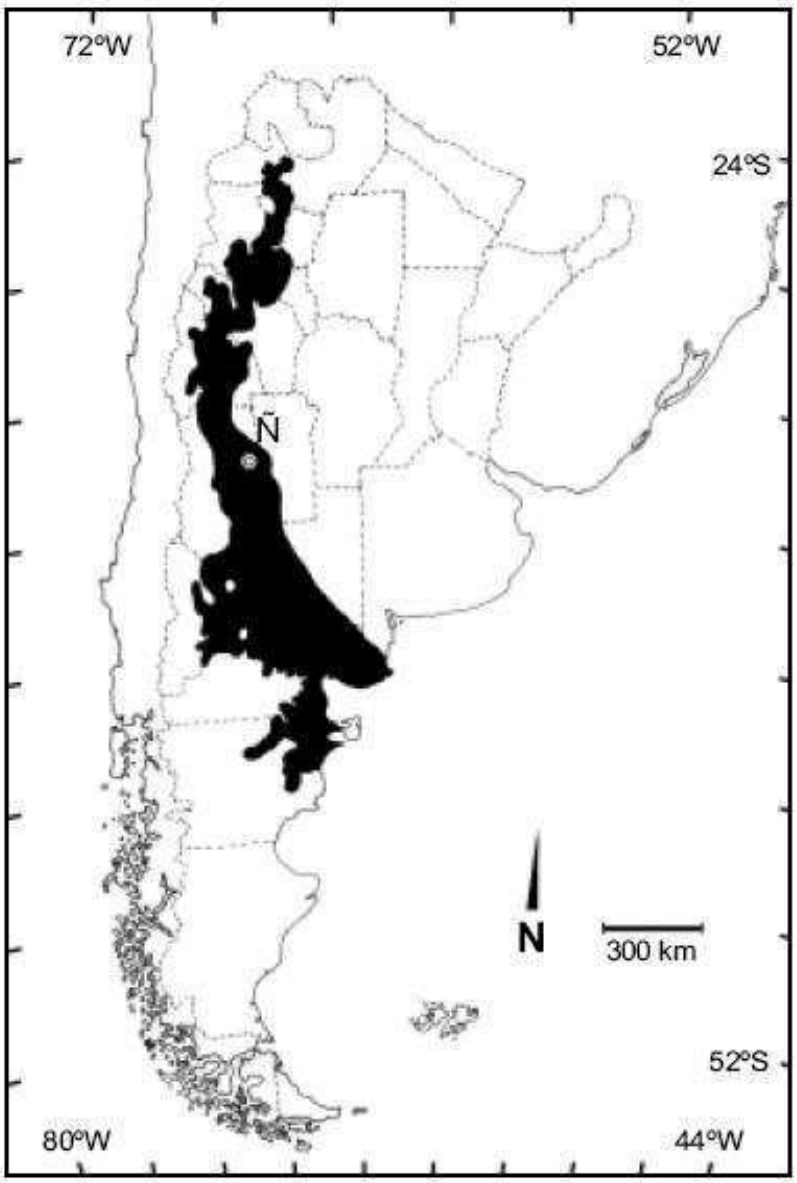


Figura 1. Provincia Biogeográfica del Monte (en color negro) y ubicación de la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán (Ñ) en la porción central, según Lopez de Casenave (2001).

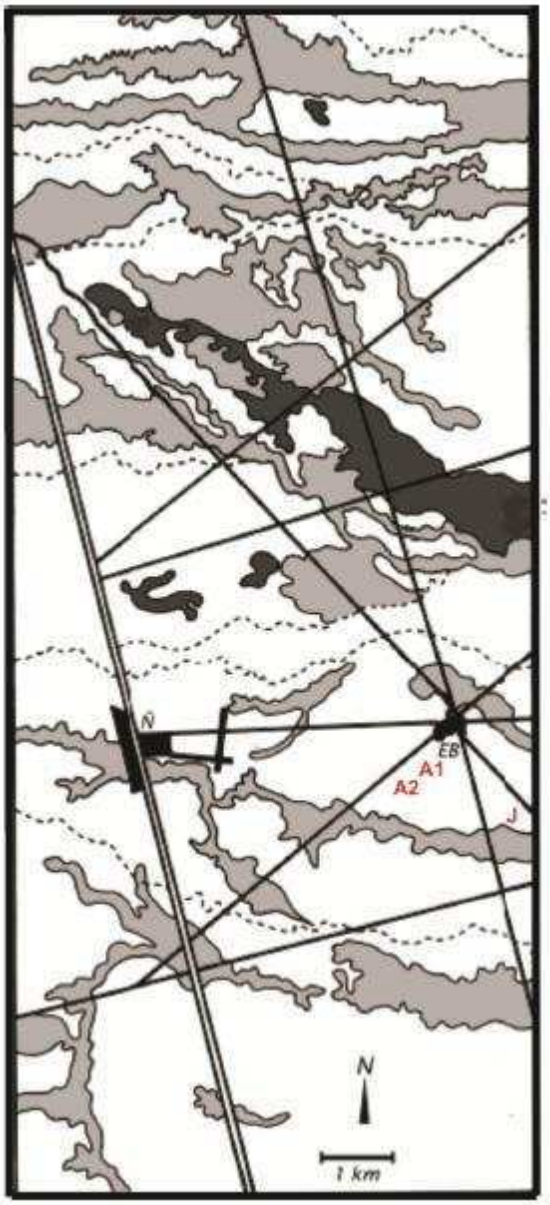


Figura 2. Mapa de la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán según Lopez de Casenave (2001), en el cual los límites de la figura coinciden con los límites de la Reserva. Se muestran los algarrobales (áreas blancas), jarillales (áreas gris claro) y medanales (áreas gris oscuro). Las líneas negras corresponden a los principales caminos de la reserva, las líneas discontinuas a los cauces temporarios y la doble línea corresponde a la ruta Provincial 153 y a la vía del ferrocarril. Se indica la ubicación del pueblo de Ñacuñán (Ñ), de la Estación Biológica (EB) y la ubicación de las tres parcelas estudiadas (en rojo): A1 (algarrobal 1), A2 (algarrobal 2) y J (jarillal).

Figura 3. Imagen del del ambiente Algarrobal (bosque abierto de *Prosopis flexuosa*) en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán.

Figura 4: Imagen del ambiente Jarillal (arbustal de *Larrea cuneifolia*) en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán.

Clima

El clima de la Reserva de Ñacuñán es árido-semiárido, estacional, con veranos cálidos y relativamente húmedos e inviernos fríos y secos. La temperatura promedio anual es de 15.9ºC (1972–2004), con registros de máxima absoluta de 42.5ºC y mínima absoluta de -13º C. El verano térmico (período con temperaturas promedio diarias superiores a 20º) abarca desde la segunda quincena de noviembre hasta la primera de marzo y el invierno térmico (el período con temperaturas promedio diarias menores a 10º C), desde la segunda quincena de mayo hasta la segunda de agosto (Boshoven y Togneli 1995). Las principales características del régimen de lluvias de Ñacuñán son su marcada estacionalidad y su gran variabilidad interanual. El 78% de las lluvias se concentran en la primavera-verano (octubre a marzo) (Lopez de Casenave 2001). La precipitación anual promedio es de 341 mm (1972-2009), con un rango que va desde los 91 mm (2003) a los 585 mm (2001) (Sagario 2011) y un coeficiente de variación del 30 %. A pesar de la concentración de lluvias en la primavera-verano, el balance hídrico es deficitario a lo largo de todo el año (Roig 1971).

AVES DE LA RESERVA DE ÑACUÑÁN

En núcleo del ensamble de aves del desierto del Monte central se encuentra estructurado en varios gremios de alimentación, los cuales presentan importantes variaciones estacionales (Lopez de Casenave et al. 2008). Durante las estaciones otoño e invierno el ensamble está formado por tres gremios: insectívoras del follaje, recolectores del suelo y graminívoros; y durante la primavera y verano por cuatro gremios: insectívoras del follaje, recolectores del suelo, herbívoros arborícolas y cazadores al vuelo (Lopez de Casenave 2001, Lopez de Casenave et al. 2008).

Las aves insectívoras estudiadas aquí forman parte del gremio de las insectívoras del follaje[1], las cuales se alimentan principalmente de los artrópodos presentes en el follaje de árboles y arbustos. Este grupo de aves es uno de los más importantes de la Reserva ya que muchas de las especies están presentes durante todo el año (Lopez de Casenave et al. 2008) y durante

[1] Foliage foragers según Lopez de Casenave et al. 2008

la primavera y verano son las de mayor abundancia, en gran medida por el arribo de especies migratorias (Marone 1992a). Se ha encontrado que las aves insectívoras están asociadas a la mayor complejidad estructural del hábitat (Marone 1991). En ambientes de mayor complejidad vertical como los Algarrobales se ha observado una mayor abundancia y riqueza de aves insectívoras comparado con los Jarillales (Cueto et al. 2006). Este hecho puede deberse principalmente a que el Algarrobal ofrecería una mayor cantidad de micrositios para buscar alimento (Marone 1991, Cueto et al. 2008), y también una mayor disponibilidad de sitios para nidificar (Mezquida 2004).

El gremio de las aves insectívoras del follaje sufre modificaciones estacionales en su composición de especies debido a la llegada y partida de varias especies migratorias, tanto estivales como invernales, y también por el cambio estacional del patrón de alimentación de algunas especies residentes (Lopez de Casenave et al. 2008). Una especie migradora invernal es *Anairetes flavirostris*, quien abandona la Reserva al llegar la primavera. Sin embargo durante la primavera y verano se suman al gremio las aves migradoras estivales: *Serpophaga griseicapilla* y *Elaenia albiceps.* Otro cambio que sufre este gremio es la incorporación durante el período estival de dos especies residentes a partir de otros gremios de alimentación: *Poospiza torquata* abandona el gremio graminívoro y *Asthenes baeri* el de las aves recolectoras del suelo. Las dos especies cambian su patrón de alimentación y comienzan a alimentarse principalmente de insectos que se encuentran en el follaje de la vegetación.
De esta manera durante los meses de otoño e invierno el gremio de insectívoras del follaje está conformado por cuatro especies: *Stigmatura budytoides, Cranioleuca pyrrhophia, Leptasthenura platensis* y *Anairetes flavirostris*. Mientras que durante los meses de primavera y verano el gremio está compuesto por siete especies de aves *Stigmatura budytoides, Cranioleuca pyrrhophia, Leptasthenura platensis, Serpophaga griseicapilla*, *Elaenia albiceps, Poospiza torquata* y *Asthenes baeri* (Lopez de Casenave et al. 2008).

Aves estudiadas

De las especies pertenecientes al gremio de insectívoras del follaje, en esta tesis se trabajó con tres especies de aves, que forman parte del núcleo estable

de aves de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán (Lopez de Casenave 2001), y poseen una abundancia tal que permite realizar este tipo de estudio: *Poospiza torquata, Serpophaga griseicapilla* y *Stigmatura budytoides* (Fig. 5). El comportamiento de alimentación se estudió para las tres especies de aves durante las estaciones estivales y durante las estaciones invernales sólo se estudió el comportamiento de *Stigmatura budytoides,* debido a que es la única de las tres que pertenece al gremio de las aves insectívoras del follaje durante esa época del año (Lopez de Casenave et al. 2008).

Poospiza torquata (Monterita de collar, largo 13 cm, masa 10 g) pertenece a la familia Thraupidae (Remsen et al. 2013, anteriormente perteneciente a la familia Emberizidae). Recientes estudios (Burns et al. 2016) han revisado la filogenia de la familia y han sugerido que la especie debería pertenecer a otro género nombrándola como *Microspingus torquatus* pero esto aún requiere de consenso entre la comunidad ornitológica. La especie posee una notable ceja y garganta blancas, son característicos además su sobreceja, antifaz y ancho collar de color negro. La corona y el dorso son grises, y la zona subcaudal es de color rufo o canela. Su distribución en la época reproductiva abarca desde el este de Salta, Jujuy y el sur de Formosa hasta Mendoza, La Pampa, noreste de Río Negro y oeste de Buenos Aires. Algunas poblaciones son migrantes parciales moviéndose en la época no reproductiva hacia el norte y sudeste de Bolivia (Tarija) y oeste de Paraguay (Jaramillo 2011). En la Reserva de Ñacuñán es un ave residente (Marone 1992b, Lopez de Casenave 2001), aunque parte de su población realiza desplazamientos migratorios (Sagario et al. 2014). La especie posee mayor abundancia en las temporadas no reproductivas debido a una alta proporción de individuos transeúntes y alta dispersión de juveniles (Sagario et al. 2014).

Serpophaga griseicapilla (Piojito de cabeza gris, largo 10 cm, masa 6.5 g) pertenece a la familia Tyrannidae (Fitzpatrick 2004). La descripción y validación de esta especie fue controversial durante varios años, nombrándose a esta ave encontrada en la zona central de Argentina como *Serpophaga griseiceps* por Straneck (1993). Sin embargo, dicho nombre no fue totalmente aceptado, ya que este taxón anteriormente había sufrido problemas de identificación,

considerando que los ejemplares que le dieron nombre a esta especie por Berlioz (1959) (hallados en Cochabamba, Bolivia) eran juveniles de la especie *Serpophaga munda* (Remsen y Traylor 1989). Herzog y Mazar Barnett (2004) consideraron que esta especie de ave del centro de Argentina descripta por Straneck (1993) no debería llamarse *griseiceps*, esperando una nueva descripción y una formal nomenclatura. Posteriormente, Straneck (2007) le otorgó el nombre de *Serpophaga griseicapilla*.

Serpophaga griseicapilla posee una corona gris-parduzco uniforme. La parte posterior del cuello es gris, mientras que el dorso y la rabadilla son pardos con ligero tono oliváceo. La garganta y cuello anterior son blanco-grisáceos pasando a amarillo sucio o pálido en la zona ventral y subcaudal (Straneck 2007).

Esta especie se reproduce en el Desierto del Monte principalmente, abarcando desde el norte de la provincia del Chubut hasta Jujuy, bordeando la cordillera de los Andes por el oeste y por el este llegando al centro y oeste de La Pampa, centro y oeste de Córdoba, Santiago del Estero y oeste de Chaco (Straneck 2007). Esta especie migra parcialmente hacia el este fuera del período reproductivo (Straneck 2007), y en esta estación es común verla en el norte de Santa Cruz de la Sierra (Bolivia). Además se lo ha registrado en Paraguay y en el oeste de Uruguay (Jaramillo A., datos no publicados). En la Reserva de Ñacuñán llega para reproducirse en la época primaveral (Mezquida y Marone 2000).

Stigmatura budytoides (Calandrita, largo 15 cm, masa 11 g) pertenece a la familia Tyrannidae (Fitzpatrick 2004). Es característica su cola larga con ápice blanco la cual lleva elevada mientras se alimenta dentro de la vegetación, levantándola y bajándola alternativamente (Fitzpatrick 2004). El dorso es de color gris oliváceo; posee una notable ceja de color amarillento al igual que el vientre. El rango de su distribución va desde el centro de Bolivia (Cochabamba), oeste de Paraguay, hasta el centro y oeste de Argentina (Mendoza, Sur de Buenos Aires hasta Chubut) y además en el noreste de Brasil (Pernambuco y norte de Bahía) (Fitzpatrick 2004). En Argentina el registro más austral es en Punta Tombo, Chubut (Harris 1998).

Aparentemente esta especie no posee movimientos migratorios (Ridgely y Tudor 1994) aunque las poblaciones australes de la Argentina podrían desplazarse durante el invierno hacia regiones con condiciones climáticas más favorables (Ordano 1998). Sin embargo los patrones geográficos y la extensión de sus movimientos aún no son claros (Fitzpatrick 2004). En la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán, *Stigmatura budytoides* es una especie residente permanente (Marone 1992b, Lopez de Casenave 2001).

En cuanto a la biología reproductiva, las tres especies de aves nidifican en la Reserva de Ñacuñán; *Serpophaga griseicapilla* y *Stigmatura budytoides* nidifican principalmente en el chañar (*Geoffroea decorticans*) (Mezquida y Marone 2000, Mezquida 2002), mientras que *Poospiza torquata* usa para nidificar principalmente los chañares pequeños y los arbustos de zampa (*Atriplex lampa*) (Mezquida 2003).

Las tres especies estudiadas forman parte del núcleo estable del ensamble de aves de la Reserva de Ñacuñán; presentando durante las estaciones de primavera-verano las siguientes densidades (promedio ± error estándar): 0.132 ± 0.045 ind / ha para *S. budytoides*, 1.551 ± 0.157 ind/ha para *S. griseicapilla* y 1.988 ± 0.196 ind/ha para *P. torquata*; y en las estaciones de otoño-invierno se estimó una densidad de 0.07 ±0.036 ind/ha para *S. budytoides* (Lopez de Casenave 2001). Dichas densidades se estimaron para el período 1993-1998 encontrándose para la mayoría de las especies una variabilidad interanual muy grande (Lopez de Casenave 2001). Si bien para *S. budytoides* el dato de densidad parecería bajo, en muestreos más actuales (2004-2009) a través de captura con redes de niebla y mapeo de territorios (en la misma zona de estudio que esta tesis) el número promedio (± error estándar) de individuos diferentes capturados (durante 6 días de redes o visualmente) durante las primaveras-veranos es de 6.4 ± 0.6 ind y durante los otoños-inviernos 13.2 ± 0.9 ind (Sagario, Cueto y Lopez de Casenave, datos no publicados).

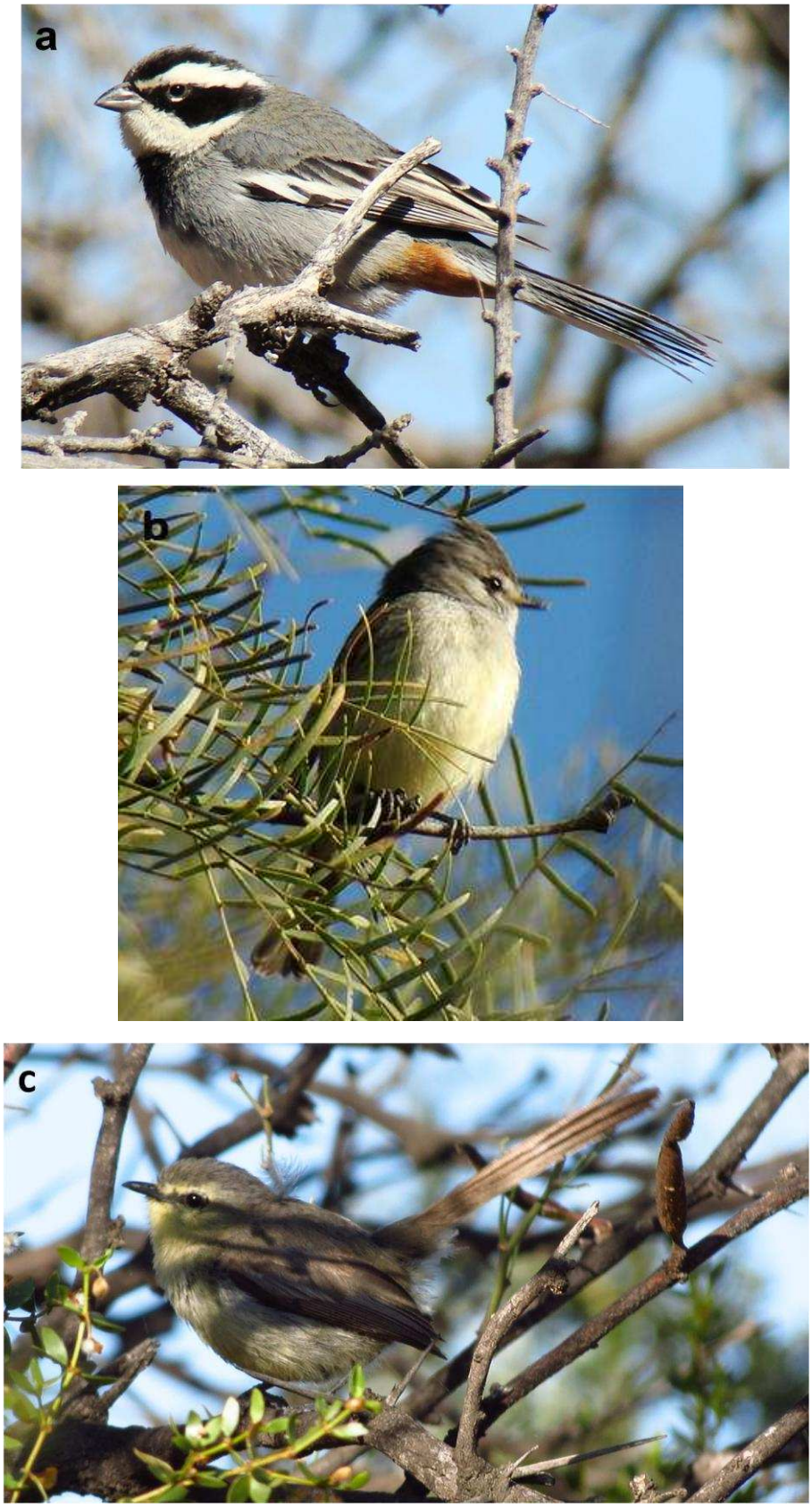


Figura 5. Especies de aves insectívoras estudiadas en esta tesis: a) *Poospiza torquata* (Monterita de collar), b) *Serpophaga griseicapilla* (Piojito de cabeza gris) y c) *Stigmatura budytoides* (Calandrita).

OBJETIVOS Y ORGANIZACIÓN DE LA TESIS

El objetivo general de esta tesis es evaluar el comportamiento de alimentación de tres aves insectívoras que pertenecen al gremio de insectívoras del follaje, y describir la dinámica espacial y temporal de dicho comportamiento.

Los objetivos particulares de este trabajo son:

1) Determinar en dos ambientes estructuralmente diferentes si las aves seleccionan determinadas especies de plantas como sitios de alimentación.

2) Evaluar dos posibles factores que determinan dicha selección: la abundancia de los artrópodos en las distintas especies de plantas y la arquitectura del follaje de las mismas.

3) Evaluar cambios estacionales e interanuales en el comportamiento de alimentación de las aves insectívoras. Los cambios estacionales se estudiaran en *Stigmatura budytoides,* ya que es la especie que forma parte del gremio de insectívoras del follaje durante todo el año.

Esta tesis posee cinco capítulos, organizados de la siguiente manera:

Capítulo 1: INTRODUCCIÓN GENERAL, se plantean los antecedentes del tema, la descripción del área de estudio, los objetivos de la tesis y la estructura de la misma

Capítulo 2: ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN Y ABUNDANCIA DE ARTRÓPODOS EN DOS HÁBITATS CONTRASTANTES DEL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL, se presentan variables estructurales del hábitat (e.g. cobertura y arquitectura del follaje de las especies de plantas leñosas más frecuentes en algarrobales y jarillares) y la biomasa de artrópodos. Se estudian estos factores ya que pueden modificar la disponibilidad de alimento para las aves insectívoras a nivel espacial y temporal.

Capítulo 3: SELECCIÓN DE SITIOS DE ALIMENTACIÓN POR AVES INSECTÍVORAS EN EL DESIERTO DEL MONTE: DINÁMICA ESPACIAL Y ESTACIONAL, se presenta un análisis de la selección de sitios de alimentación (especies de plantas, sustratos y altura) para buscar alimento, y la selección de maniobras para capturar presas por parte de las aves insectívoras en dos ambientes de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán. En la época no

reproductiva se presenta el análisis para *Stigmatura budytoides* y en la época reproductiva se incorporan al análisis *Serpophaga griseicapilla* y *Poospiza torquata*. Se evalúan los resultados en base a lo obtenido en el capítulo 2 que describe los posibles factores que determinan dicha selección.

Capítulo 4: VARIACIONES INTERANUALES EN EL COMPORTAMIENTO DE BÚSQUEDA Y ATAQUE DE PRESAS EN AVES INSECTÍVORAS DEL DESIERTO DEL MONTE, se analizan distintas variables del comportamiento de búsqueda y captura de alimento (movimientos de búsqueda y maniobras de captura) y sus variaciones interanuales para tres estaciones reproductivas para las tres especies de aves estudiadas.

Capítulo 5: DISCUSIÓN GENERAL, se integran los resultados de los capítulos anteriores en función de los objetivos generales de esta tesis.

CAPÍTULO 2

ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN Y ABUNDANCIA DE ARTRÓPODOS EN DOS HÁBITATS CONTRASTANTES DEL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL

CAPÍTULO 2

ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN Y ABUNDANCIA DE ARTRÓPODOS EN DOS HÁBITATS CONTRASTANTES DEL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL

INTRODUCCIÓN

El hábitat puede definirse como un conjunto de factores del ambiente que una especie requiere para encontrar los recursos necesarios para su supervivencia y reproducción (Block y Brennan 1993).

La selección del hábitat por una especie de ave puede ser estudiada como un proceso jerárquico con determinados niveles u órdenes (Johnson 1980). Estudios sobre la selección de hábitat de primer orden (rango geográfico de la especie) y de segundo orden (área de acción de los individuos) asumen frecuentemente que la estructura de la vegetación del hábitat (e.g. estratificación, distribución de los parches de vegetación, etc.) es el principal factor próximo en determinar dónde y cómo las especies utilizan los recursos (Block y Brennan 1993). La composición florística del hábitat, es decir qué especies de plantas y en qué proporción están presentes, también es un factor que puede determinar el uso del hábitat por las aves (Rotenberry 1985, Airola y Barrett 1985, Lee y Rotenberry 2005, Holmes 2011).

Los estudios de selección de hábitat de tercer orden, entre los cuales se estudia la selección de especies de plantas como sitios de alimentación, se han documentado en numerosas ocasiones en aves insectívoras (e.g. Holmes y Robinson 1981, Greenberg y Bichier 2005, Cueto y Lopez de Casenave 2002, Gabbe et al. 2002, Oyugi et al. 2012). Muchos estudios han sugerido que si la

composición de especies leñosas es variada puede favorecerse la coexistencia de distintas especies de aves en un área determinada (Robinson y Holmes 1982; Holmes y Schultz 1986; Gabbe et al. 2002, Hino et al. 2002).

La importancia de la composición florística de un hábitat radica en que las distintas especies de plantas pueden determinar la disponibilidad de alimento para las aves; por ejemplo Holmes (2011) propuso que la disponibilidad de alimento para las aves en los bosques caducifolios del norte de Estados Unidos depende de 1) los tipos y abundancia de las presas presentes en las distintas especies leñosas, 2) la arquitectura del follaje y las características de los árboles, los cuales influyen en la detectabilidad y acceso a las presas y 3) las habilidades comportamentales y morfológicas de cada especie de ave para percibir y capturar aquellas presas.

La arquitectura del follaje de las especies leñosas

Las distintas especies de plantas ofrecen distintas oportunidades y restricciones a las aves insectívoras (Holmes y Robinson 1981), determinando cómo y donde pueden alimentarse las aves (Robinson y Holmes 1982, Holmes 1990). Entre las variables que determinan distintas arquitecturas de follaje se encuentran: características de las hoja (e.g. forma, tamaño y dispersión a lo largo de una rama), largo del pecíolo, características de la rama (diámetro, largo, ángulo) y patrones de ramificación (e.g. distancia entre las ramas); las que constituyen distintos micrositios para que las aves busquen su alimento.

De todas maneras se considera que la estructura del follaje por sí sola no determina la selección de especies de plantas, sino que las preferencias de alimentarse en una especie de planta u otra es una interacción dinámica, involucrando factores tales como la arquitectura del follaje como también la abundancia, tipo y distribución de las presas (Whelan 1989).

Abundancia de artrópodos como recurso alimenticio

La importancia de la disponibilidad de recursos alimenticios como una hipótesis que explica varios patrones biológicos (territorialidad, selección y uso del hábitat, dieta, estructura de la comunidad, etc.) es reflejada ampliamente en la literatura ornitológica (Hutto 1990). En cuanto a los patrones observados sobre selección de especies de plantas para buscar alimento, la disponibilidad del

recurso alimenticio es uno de los principales factores que determinan dicha selección y el uso de la vegetación (Holmes y Robinson 1981, Diaz et al. 1998, Hino et al. 2002).

La dinámica de los recursos alimenticios en zonas desérticas está caracterizada por una gran variabilidad asociada a las fluctuaciones de las precipitaciones, por lo tanto en las zonas áridas las aves se enfrentan a condiciones muy cambiantes en cuanto a la abundancia de su alimento (Polis 1991). El principal recurso alimenticio de las aves estudiadas en esta tesis lo constituyen los artrópodos, cuya abundancia en muchas zonas áridas aumenta durante las estaciones húmedas y declina en respuesta a sequías severas (Raitt y Pimm 1976, Seely y Louw 1980, Smith 1982). Además, el incremento de temperatura es un factor importante ya que la abundancia de artrópodos suele ser mayor durante los meses de primavera-verano (Vonshak et al. 2009).

En un estudio sobre la comunidad de artrópodos de follaje de las distintas especies leñosas de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán se encontró estacionalidad en cuanto a la riqueza de especies, con un mayor número de especies de artrópodos en los meses de primavera-verano en todas las especies de árboles y arbustos estudiadas, sin embargo la abundancia estacional de artrópodos varió en función de la especie leñosa analizada (Debandi 1999).

La cuantificación de los artrópodos que constituyen el recurso alimenticio para las aves insectívoras no es una tarea fácil sino que es considerada un problema complejo (Smith y Rotenberry 1990). Muchos muestreos de artrópodos realizados en estudios ornitológicos no representan exactamente los artrópodos que están disponibles para las aves (considerando *disponibilidad* como la abundancia de potenciales presas en los microhábitats usados por un ave insectívora cuando busca alimento, Wolda 1990). Aún si se trabajara con muestras que sólo incluyeran especies de artrópodos capturados por las aves, el muestreo es susceptible a errores debido a que el acceso para muestrear dichos artrópodos podría se distinto a la estrategia de captura de las aves; por lo que no representarían una medida adecuada de disponibilidad (Hutto 1985).

Las muestras de artrópodos colectadas en esta tesis representan un panorama general de la abundancia de artrópodos; dichas muestras se analizaron bajo el

supuesto de que la abundancia total de artrópodos capturados en las ramas está asociada positivamente con la disponibilidad real de artrópodos (los que son realmente capturados por las aves). A pesar de tales imperfecciones es posible realizar algunos ajustes en los muestreos de artrópodos teniendo en cuenta los tamaños de las presas mínimos que podrían estar disponibles para el consumo de las aves y los tipos de presas que no son consumidos por las aves (ver Métodos, *Abundancia y biomasa de artrópodos de follaje*).

OBJETIVOS

El objetivo general de este capítulo es estudiar la estructura de la vegetación (e.g. cobertura de las especies leñosas, perfil de alturas de la vegetación), la arquitectura del follaje de cada especie de planta, y la variación espacial y temporal en la abundancia de alimento para las aves insectívoras. En búsqueda de este objetivo general se pretende responder las siguientes preguntas particulares:

1) ¿Cómo varía la cobertura de las distintas especies de plantas (sitios de alimentación para las aves) y el perfil de alturas de la vegetación en cada uno de los ambientes estudiados?

2) ¿Existen diferencias en cuanto a la arquitectura del follaje entre las especies de plantas leñosas?

3) ¿Existen diferencias en la biomasa de artrópodos entre las distintas especies de plantas estudiadas? ¿Existen diferencias espaciales y/o temporales en cuanto a los recursos alimenticios?

MÉTODOS

Precipitaciones

Los valores de precipitación fueron obtenidos de los registros de la estación meteorológica ubicada en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán[1]. Se presentan

[1] http://www.cricyt.edu.ar/ladyot/red_iadiza/index.htm
En algunos períodos de muestreo la estación meteorológica no estuvo funcionando. Los datos de las precipitaciones de los años faltantes se complementaron con datos de registros personales de otros investigadores. No se presentan los datos de temperatura debido a que

los datos del período de la precipitación líquida en milímetros de lluvia (mm) desde el período octubre del 2006 a marzo del 2009. Los datos de las precipitaciones se acumularon por trimestres para tener el mismo panorama estacional que los recursos alimenticios evaluados.

Estructura vertical de la vegetación y cobertura de las especies leñosas

La cobertura de la vegetación se estimó en tres parcelas de 200 x 500 m (10 ha) cada una. Dos parcelas fueron ubicadas en el ambiente de algarrobal (de aquí en adelante Algarrobal 1 y 2) y la tercera parcela fue ubicada en el ambiente de Jarillal (de aquí en adelante Jarillal) (ver figura 2 del Capítulo 1). Cada parcela se dividió en cuadrantes de 25 x 25 m, con los extremos marcados con cintas de color y tarjetas numeradas.

En cada parcela se evaluó el perfil vertical de la vegetación y la cobertura horizontal de las especies leñosas. A partir de la esquina de cada cuadrante se determinaron puntos (un total de 189 puntos dentro de cada parcela) con una orientación (N, S, E y O) y una distancia al azar (entre 0 y 12 m). En cada punto al azar se dispuso verticalmente una vara de aluminio (graduada cada 25 cm), donde se registró cada especie que tocó la vara de aluminio en cada intervalo hasta una altura de 6.5 m.

La cobertura horizontal de cada especie leñosa fue estimada como el porcentaje de puntos muestreados donde la especie fue registrada, independientemente de la altura a la cual se encontraba. Si en un mismo punto una especie tocaba la vara en más de un estrato de altura se consideró como un toque para calcular la cobertura horizontal, y los correspondientes a las distintas alturas para estimar el perfil vertical. La estructura vertical de la vegetación se estimó como el porcentaje de puntos con contactos de vegetación a intervalos de 1 m.

Arquitectura del follaje de las especies leñosas

Para cuantificar la arquitectura del follaje se utilizó una modificación de los métodos utilizados por Whelan (2001) y Park et al. (2008). Las variables se

---

estos datos no se pudieron obtener en los años en que no estuvo funcionando la estación meteorológica.

registraron en 10 individuos seleccionados al azar de cada una de las principales especies leñosas: *Prosopis flexuosa, Geoffroea decorticans, Larrea divaricata, Larrea cuneifolia, Capparis atamisquea* y *Condalia microphylla*.

Para evaluar la dispersión de las ramas se midió la distancia a las cuatro ramas más cercanas a partir de una rama "blanco" elegida al azar. Esto se realizó en dos ramas "blanco" de cada individuo (una en la región media y otra en la región externa de la planta).

Para evaluar la dispersión de las hojas se cortó una rama de 50 cm de cada individuo. Se cuantificó el número de hojas en tres secciones de 10 cm situadas en la parte interna, media y distal de la rama (incluyendo las hojas unidas directamente a la rama principal así como las hojas unidas a ramitas secundarias que se encontraban dentro de un radio de 5 cm de la rama principal, Fig. 1). Para *Prosopis flexuosa* se consideró una hoja a cada hoja bipinada (compuesta de dos pinas con alrededor de 20 pares de foliolos cada una, Roig 1971).

Además se tomaron fotografías digitales de 10 hojas elegidas al azar de cada planta y se estimó el área foliar mediante el programa Scion Image (Fig 2). También se clasificaron 30 hojas tomadas al azar de cada individuo de acuerdo con su posición respecto al plano horizontal de la rama: arriba, sobre el mismo plano, o por debajo. Se midió la longitud del pecíolo de 30 hojas elegidas al azar de la rama colectada de cada individuo.

Estas medidas se utilizaron para cuantificar y ordenar a las especies leñosas de acuerdo con el grado de dispersión y densidad tanto de ramas como de hojas.

Con los datos de las nueve variables medidas en cada uno de los diez individuos de las seis especies leñosas, se armó una matriz de 60 x 9 y se realizó un Análisis de Componentes Principales. Este tipo de análisis facilita la interpretación de las variables de la arquitectura del follaje, reduciendo el número de variables a un menor número de nuevas variables derivadas (componentes principales), las cuales resumen la información original. Se utilizó una matriz de correlación (en vez de una matriz de varianzas y covarianzas) debido a que las distintas variables estructurales fueron registradas en diferentes unidades de medición (Quinn y Keough 2002).

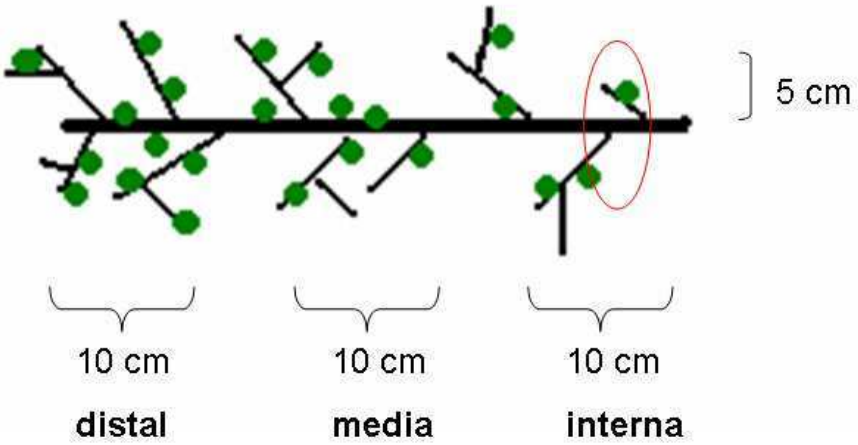


Figura 1. Esquema de una rama donde se visualizan las tres secciones definidas (distal, media e interna) para el registro del número de hojas. El círculo rojo esquematiza el área considerada para el conteo dentro de cada sección de 10 cm.

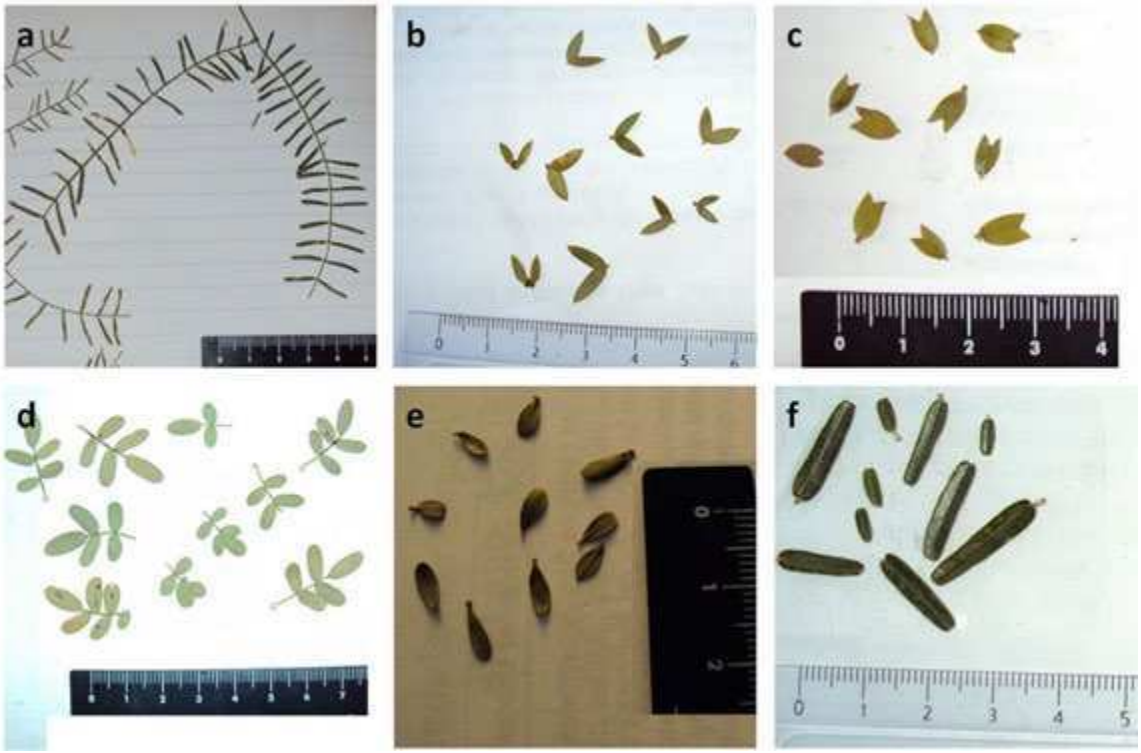


Figura 2. Fotos de las hojas de las seis especies leñosas. a) *Prosopis flexuosa*, b) *Larrea divaricata*, c) *Larrea cuneifolia*, d) *Geoffroea decorticans*, e) *Condalia microphylla* y f) *Capparis atamisquea*.

Abundancia y biomasa de artrópodos de follaje

Los muestreos de artrópodos fueron realizados simultáneamente con las observaciones de comportamiento de alimentación de las aves, en cada una de las estaciones del año: primavera (noviembre), verano (febrero), otoño (mayo), e invierno (agosto). Los muestreos fueron realizados entre las 10:30 hs y las 13:30 hs en la primavera y verano, y entre las 11:00 hs y las 14:30 hs en otoño e invierno. Debido a que estos muestreos se analizaron en relación con los datos de las aves (ver Capítulo 3), los muestreos de artrópodos fueron agrupados según el momento del año: temporada de primavera-verano y temporada de otoño-invierno. Para el hábitat de Algarrobal se realizaron muestreos durante tres primaveras-veranos y tres otoños-inviernos (desde la primavera del 2006 hasta el invierno del 2009). En el hábitat de Jarillal el muestreo de artrópodos se realizó durante dos temporadas de primavera-verano y dos otoños-inviernos (desde la primavera del 2007 hasta el invierno del 2009). Por lo tanto el muestreo abarcó tres años consecutivos, los cuales corresponden a: primavera-verano 2006 a otoño-invierno 2007, primavera-verano 2007 a otoño-invierno 2008, y primavera-verano 2008 a otoño-invierno 2009, de aquí en adelante: *año 1, año 2* y *año 3*, respectivamente.

El muestreo de artrópodos se realizó con el método de recolección de ramas (“branch clipping”). Este método es comúnmente utilizado para colectar artrópodos asociados al follaje de árboles y arbustos (Cooper y Whitmore 1990), y es usado en muchos estudios para evaluar la abundancia de alimento para aves insectívoras que se alimentan en el follaje de las plantas (Díaz et al. 1998, Johnson y Sherry 2001, Oyugi 2012). Johnson (2000) sugiere que este tipo de muestreo es adecuado para evaluar la abundancia de artrópodos tanto para aves recolectoras de presas que se encuentran en la superficie del follaje, como para aves que cazan insectos que se encuentran volando cerca de la superficie de árboles y arbustos.

Durante el muestreo se recolectaron ramas de las seis principales especies leñosas de la Reserva de Ñacuñán: *Prosopis flexuosa, Larrea divaricata*, *Geoffroea decorticans*, *Condalia microphylla*, *Capparis atamisquea* y *Larrea cuneifolia*. En cada ocasión se establecieron 10 estaciones de muestreo

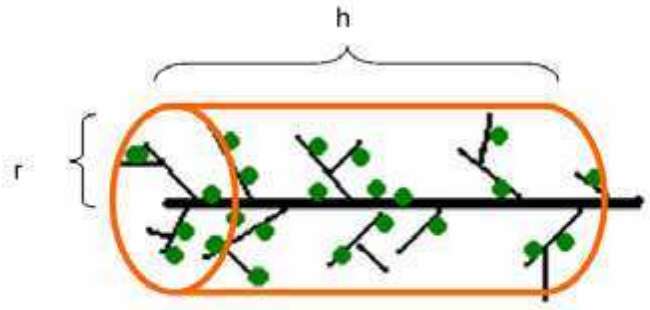
dispuestas al azar dentro de cada una de las dos parcelas (Algarrobal 1 y Jarillal). En cada estación de muestreo se seleccionó al azar un ejemplar de cada especie de planta para realizar el muestreo. Se realizaron las siguientes mediciones en cada planta donde se colectaron artrópodos: altura total, altura desde el suelo hasta la primera rama con follaje, diámetro mayor de la copa y el diámetro perpendicular a este último. Estas mediciones fueron realizadas para estimar el volumen de la copa de cada individuo de las especies leñosas estudiadas (ver más abajo).

Las muestras de artrópodos se colectaron embolsando lo más rápido posible una rama (de aproximadamente 50 cm de largo) y su follaje asociado en una bolsa de plástico. La rama colectada fue cortada con tijeras de podar y la muestra fue fumigada con insecticida (de la marca Raid® Matamoscas y mosquitos) dentro de la bolsa. Al cabo de 48 hs se procedió a colectar todos los artrópodos que se encontraban en la bolsa y se registraron las siguientes medidas de la rama: longitud, diámetro mayor y el diámetro perpendicular a este último. Los artrópodos encontrados fueron cuantificados e identificados a nivel de *orden* o *familia* (el taxón *familia* sólo para algunos Homópteros y para diferenciar a Formicidae de otras familias de Himenópteros) y se midió el largo de cuerpo con un micrómetro en una lupa binocular. Sólo se consideraron los artrópodos que resultaron ser mayores a 1 mm debido a que en la evaluación de tractos digestivos de *Stigmatura budytoides* no se encontrarón artrópodos de menor tamaño (C. Guerra Navarro, datos no publicados) y que ese es el tamaño mínimo de las presas consideradas como disponibles para aves insectívoras de tamaño y comportamiento similar a las aves estudiadas en esta tesis (Carrascal y Tellería 1989, Raley y Anderson 1990, Wiens et al. 1991, Díaz et al. 1998).

Estimación de la abundancia de artrópodos por unidad de volumen

a- Abundancia por volumen de rama

A partir de las medidas de cada rama de cada individuo leñoso se calculó el volumen de la misma y de esta manera cada dato de abundancia de artrópodos estuvo asociado a un volumen determinado de cada rama colectada. Para calcular el volumen de la rama se aproximó a la forma geométrica de un cilindro (ver fórmula en Fig. 3).



Fórmula Volumen cilindro= π * r 2 * h

Figura 3. Esquema representando una rama y su aproximación a la forma geométrica de un cilindro. La altura (h) correspondió al largo de la rama y el radio del cilindro (r) correspondió a un medio del promedio de los dos diámetros medidos en la rama (diámetro mayor y el perpendicular a éste).

b- Abundancia por volumen de planta

Con las mediciones realizadas en cada individuo se estimó el volumen de la copa con follaje considerando distintas formas geométricas para cada especie (Nilson 1999, Böhm y Kalko 2009). Las figuras geométricas asignadas para el cálculo del volumen fueron: *P. flexuosa*, *C. microphylla* y *C. atamisquea* como una semiesfera; *L. cuneifolia* y *L. divaricata* como un cono; y *G. decorticans* como un cilindro (Fig. 4).

Las fórmulas utilizadas para calcular los volúmenes fueron las siguientes:

-Para la semiesfera: $\mathbf{Vol = (4/3 * \pi * r^3) / 2}$

donde el radio (r) corresponde al promedio entre: un medio del diámetro mayor, un medio del diámetro perpendicular al anterior y la altura de follaje (calculada como la diferencia entre la altura total del individuo y la altura de la primera rama con follaje).

-Para el cilindro: $\mathbf{Vol = \pi * r^2 * h}$

donde el radio (r) correspondió al promedio entre: un medio del diámetro mayor y un medio del diámetro perpendicular al anterior; y donde la altura (h) correspondió a la altura del follaje (diferencia entre la altura total del individuo y la altura de la primera rama con follaje)

-Para el cono: $\mathbf{Vol = (\pi * r^2 * h) / 3}$

donde el radio (r) correspondió al promedio entre: un medio del diámetro mayor y un medio del diámetro perpendicular al anterior; y donde la altura (h) correspondió a la altura del follaje (diferencia entre la altura total del individuo y la altura de la primera rama con follaje).

Con el valor del volumen de cada individuo leñoso se obtuvo la abundancia de artrópodos por planta (artrópodos por pie vegetal) en cada una de las estaciones de muestreo para cada especie arbustiva y arbórea. Para obtener este valor se multiplicó la abundancia de artrópodos obtenidas por unidad de volumen (m^3) de cada rama y se lo multiplicó por el volumen del individuo leñoso.

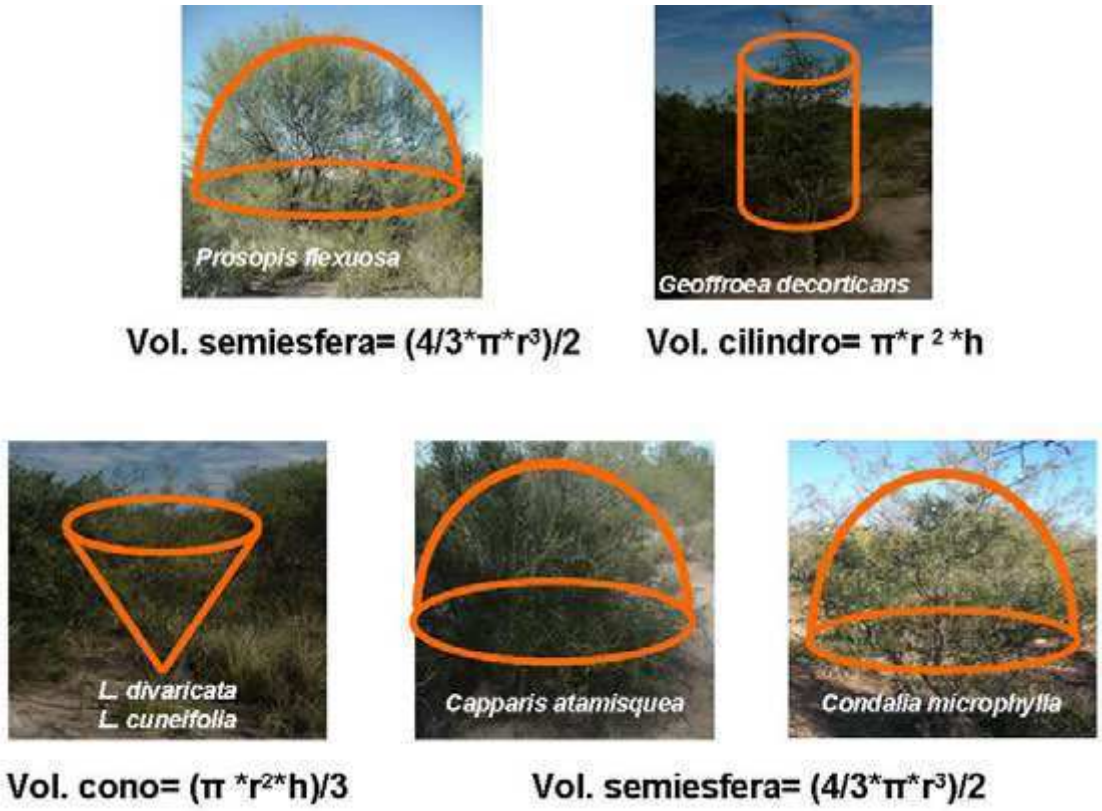


Figura 4. Aproximación de las seis especies leñosas de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán a diferentes formas geométricas para el cálculo del volumen de la copa. Para más detalles leer texto.

Estimación de la biomasa de artrópodos

Los datos de abundancia de artrópodos para las distintas muestras se convirtieron en datos de biomasa de artrópodos. La biomasa seca de un

artrópodo (mg) se estimó a partir ecuaciones obtenidas de análisis de regresión entre la masa y la longitud del cuerpo de artrópodos. Los individuos utilizados para realizar los análisis de regresión pertenecieron a un subgrupo de artrópodos colectados en el sitio de estudio (siguiendo a Hódar 1996). El largo de cada individuo (L) fue medido con el micrómetro de una lupa binocular (error 0.1 mm), obteniéndose el largo en mm (excluyendo las antenas, ovipositores, alas y cualquier otro apéndice). Luego de ser medidos, los individuos fueron secados durante 48 hs (tiempo necesario para obtener una masa constante) en una estufa a 60ºC, y pesados con una balanza analítica (error 0.1 mg), obteniéndose la masa en mg (M). Cuando los individuos fueron muy pequeños se agruparon individuos del mismo tamaño para evitar que el error de la balanza fuera mayor a la masa de cada individuo, luego se calculó la masa promedio de cada individuo (Hódar 1996, Johnson y Strong 2000).

Análisis de regresión

Para realizar los análisis de regresión se tuvieron en cuenta dos criterios para separar en grupos a los artrópodos: 1) características morfológicas como la forma del cuerpo (e.g. redondeada, alargada) o la rigidez del mismo (Hódar 1996) y 2) el nivel taxonómico. La característica morfológica fue el factor que más primó como criterio para separar a los artrópodos en grupos, debido a que agrupar individuos que pertenecen al mismo orden pero que varían considerablemente en la forma del cuerpo pueden disminuir el poder predictivo de las ecuaciones (Schoener 1980). Por ejemplo, para el Orden Díptera se analizó por separado los subordenes Brachycera y Nematocera, agrupándolos con otros grupos taxonómicos más similares en cuanto a la forma del cuerpo (ver Resultados).

Para poder obtener relaciones más ajustadas los individuos que fueron incluidos en los análisis de regresión se seleccionaron de manera de cubrir el mayor rango de longitudes posibles para cada grupo.

Para realizar los análisis de regresión se partió de la siguiente fórmula que relaciona el largo con la masa de cada individuo (Rogers et al. 1977):

$$\textbf{Masa} = b_0 * (\textbf{Largo})^{b_1}$$

donde b_0 y b_1 son constantes. Para los análisis estadísticos se aplicó el logaritmo natural a los datos de cada ecuación, de esta manera se permite la

conversión de la ecuación potencial $M = b_0 * L^{b1}$ en una regresión lineal (Rogers et al. 1977). Para cada ecuación de regresión se estudió la significancia de sus parámetros y el ajuste del modelo mediante el coeficiente de determinación R^2, corroborando de manera gráfica los supuestos (ya que se posee solo un dato para cada combinación de variables en el eje de las abscisas y en el eje de las ordenadas) (Quinn y Keough 2002).

Los cinco grupos de artrópodos que se formaron para realizar las ecuaciones de regresión fueron los siguientes: 1) orden Araneae; 2) orden Coleoptera; 3) orden Heteroptera, Homoptera, Ortoptera y Diptera (Brachycera), 4) orden Hymenoptera (Vespoidea, incluye la familia Formicidae), Lepidoptera (adultos, polillas), Solífuga y Díptera (Nematocera) y 5) Larvas (incluyen larvas de Lepidoptera, Diptera y Coleoptera).

Dentro del orden Heteroptera, la familia Pentatomidae fue excluida del análisis debido a la baja frecuencia de ocurrencia en las muestras y a la gran fuente de error que proporcionaba al análisis de biomasa, ya que sus individuos poseen un gran tamaño. Además no se ha encontrado evidencia de dichos individuos en algunas muestras de dieta revisadas (Guerra Navarro C., datos no publicados) ni en otras especies de aves insectívoras de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán (Valverde Alejandra, comunicación personal). El orden Heteróptera se caracteriza por expeler olorosas secreciones defensivas cuando los individuos son disturbados, además de otras secreciones disuasivas derivadas de las plantas hospedadoras (Aliabadi et al. 2002); asimismo de las pocas especies de aves que suelen alimentarse de Heterópteros la familia Pentatomidae no representa la principal familia predada (Exnerová et al. 2003).

<u>Análisis estadístico para la biomasa de artrópodos</u>

Las fórmulas obtenidas de los análisis de regresión se utilizaron para transformar los datos de abundancia de cada muestra (número de individuos / volumen) a un dato de biomasa (mg / volumen), tanto por m^3 como por el volumen del pie vegetal. A cada individuo colectado de cada muestra se aplicó la fórmula correspondiente según el grupo al que pertenecía (de los cinco grupos nombrados anteriormente).

Para intentar obtener un panorama general de la cantidad de recursos alimenticios disponibles, en este capítulo sólo se analizaron estadísticamente los datos correspondientes a biomasa/m^3 (y se presentan gráficamente los de biomasa por pie vegetal), ya que los datos de abundancia podrían ser confusos debido a la diversidad de tamaños de los distintos artrópodos colectados (desde individuos de 1 mm a 20 mm). En el capítulo 4 de esta tesis se realizarán otros análisis tanto de abundancia como de biomasa de artrópodos.

Mediante una exploración previa de los datos se observó una gran variabilidad entre los distintos años de muestreo, con lo cual se decidió analizar los tres años por separado. Las estaciones de primavera-verano se analizaron estadísticamente por separado de las estaciones de otoño-invierno.
Se realizaron análisis estadísticos para estudiar el efecto de la especie de planta leñosa y el efecto del ambiente (variables explicatorias) sobre la "biomasa de artrópodos por unidad de volumen (mg/m^3)" (variable respuesta). Debido a la gran variabilidad que presentaron los datos de las muestras colectadas no se cumplieron los supuestos de normalidad y particularmente los de homogeneidad de varianza requeridos para realizar análisis estadísticos paramétricos. Una solución a dicho problema es la transformación de los datos, sin embargo la heterogeneidad es información ecológica interesante que no debe eliminarse sólo porque es estadísticamente inconveniente (Zuur et al. 2009). Una manera apropiada para analizar dichos datos es realizando un análisis de cuadrados mínimos generalizados, GLS (*generalised least squares*), el cual es una extensión de los modelos lineares generalizados (GLM). Dicho análisis consiste en una regresión lineal ponderada donde se permite modelar la heterocedasticidad de los datos generada por los factores que están contribuyendo a la desigualdad de varianzas (Pinheiro y Bates 2000, Zuur et al. 2009).

Se realizaron seis análisis de GLS: para cada año (año 1, 2 y 3) y cada estación de muestreo por separado (primavera-verano y otoño-invierno). En los análisis se consideró al factor "especie leñosa" con sus seis niveles (las seis

especies de plantas) y el factor "ambiente"[1] con dos niveles (Algarrobal y Jarillal).

Se realizaron pruebas para determinar en qué factores era necesario realizar ajustes a la estructura de la varianza. Para todos los análisis estadísticos se utilizaron los paquetes AED y NLME del R software, versión 2.15.1 (R Core Team 2012). La manera de incorporar distintas estructuras de varianza al modelo usando el software R es mediante la función *gls* desde el paquete *nlme*, donde la estructura de la varianza es seleccionada especificando el argumento de ponderación (*weights*). Para la validación gráfica del modelo se utilizaron los residuos estandarizados (normalizados) siguiendo los lineamientos de Zuur et al. (2009).

Caracterización de las especies de plantas según la importancia de distintos órdenes de artrópodos

Para interpretar la información acerca de la presencia de distintos órdenes de artrópodos en las especies de plantas se realizó un análisis multivariado de los datos a través de un análisis de Componentes Principales.

Se estimó la biomasa por m^3 promedio de cada orden o familia taxonómica para cada especie leñosa para cada estación (primavera-verano u otoño-invierno) en los tres años de muestreo. Los datos se analizaron para cada ambiente por separado (Algarrobal y Jarillal).

Se armó de esta manera una matriz de datos de 36 casos (6 especies leñosas, en 3 estaciones de primavera-verano y 3 otoños-inviernos) por 13 variables (13 categorías de taxones de artrópodos) para el ambiente Algarrobal; y otra matriz de 24 casos (6 especies leñosas, en 2 primaveras-veranos y 2 otoños-inviernos) por 14 categorías de taxones para el ambiente Jarillal. Para realizar el análisis de Componentes Principales se estandarizaron los datos, ya que a pesar de que los valores de las variables estaban en la misma unidad (biomasa de cada orden de artrópodos), presentan varianzas muy distintas. De esta manera al estandarizar los datos y utilizar la matriz de correlación se le da el mismo peso a todas las variables sin que las diferencias en las varianzas

[1] Para el año 1 sólo se tomaron muestras de artrópodos en el ambiente algarrobal; por lo tanto para dicho año se analizó sólo el efecto del factor "especie leñosa".

influyeran en el análisis y en la interpretación de los componentes (Quinn y Keough 2002).

Además se calcularon índices de diversidad de Shannon-Wiener ($H= - \sum p_i * \ln p_i$) donde p_i es la abundancia relativa de los distintos órdenes y familias de artrópodos presentes en las distintas especies de plantas de la Reserva de Ñacuñán. Para calcular este índice se promediaron los datos de las tres temporadas de primavera-verano y los de los tres otoños-inviernos.

RESULTADOS

Patrón de precipitaciones

Se observaron variaciones interanuales en la precipitación, particularmente en el último verano (enero-marzo 2009), en el cual se registró una disminución del 80 % en relación con los veranos anteriores (Fig. 5).

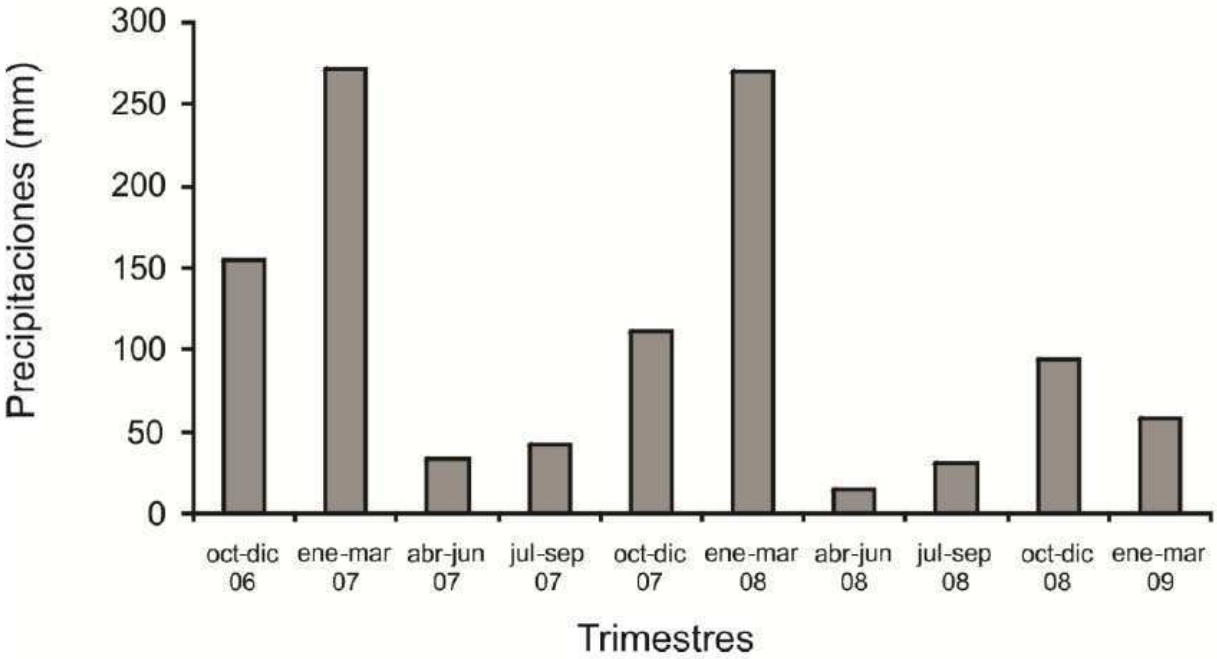


Figura 5. Precipitación líquida en milímetros de lluvia (mm) trimestrales registradas en la estación meteorológica de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán.

Cobertura de las principales especies leñosas

La cobertura horizontal de las seis principales especies leñosas de Ñacuñán fue distinta en las tres parcelas estudiadas (Tabla 1). Las dos parcelas en el ambiente Algarrobal difieren entre sí en la cobertura de las dos especies arbóreas *Prosopis flexuosa* y *Geoffroea decorticans*, y del arbusto *Capparis atamisquea*, siendo mucho mayor sus coberturas en el Algarrobal 2. Por otra parte, estas dos parcelas claramente se diferencian de la parcela ubicada en el ambiente de Jarillal, especialmente en esta última por su baja cobertura de *P. flexuosa* y su alta cobertura de la jarilla *Larrea cuneifolia.* La cobertura de *Condalia microphylla* es similar en las tres parcelas.

En cuanto al perfil vertical de la vegetación es muy similar para las tres parcelas (Fig. 6), estando representados todos los estratos y con una altura de aproximadamente 6.5 m. Las pocas diferencias que se pueden observar corresponden principalmente a los estratos entre 1.5 m y 3.5 m (Fig. 6), debido a que las dos parcelas del Algarrobal poseen una mayor cobertura vegetal.

Tabla 1. Cobertura horizontal (%) de las seis principales plantas leñosas de la Reserva de Ñacuñán en tres parcelas abarcando los ambientes de Algarrobal y Jarillal. Códigos de las especies leñosas: Pf (*Prosopis flexuosa*); Ld (*Larrea divaricata*); Gd (*Geoffroea decorticans*); Ca (*Capparis atamisquea*); Cm (*Condalia microphylla*) y Lc (*Larrea cuneifolia*).

Ambientes	**Cobertura horizontal (%)** **Especies de plantas leñosas**					
	Pf	**Ld**	**Gd**	**Ca**	**Cm**	**Lc**
Algarrobal 1	12.2	43.9	3.7	1.6	2.1	4.2
Algarrobal 2	23.8	37	7.9	3.7	2.1	0.5
Jarillal	5.8	14.3	2.6	1.1	3.2	45.5

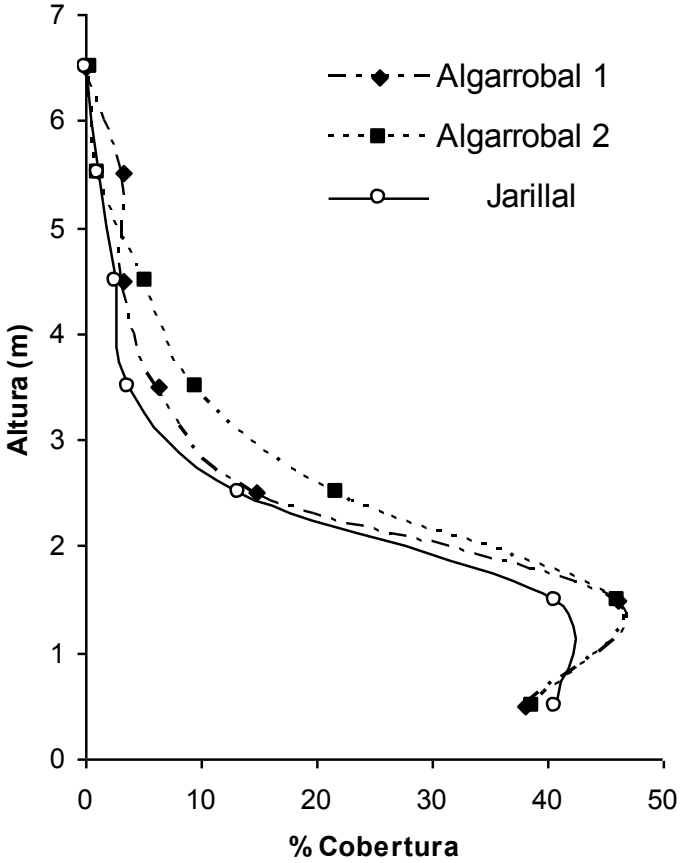


Figura 6. Perfil de la cobertura vertical para las tres parcelas estudiadas. Sólo se consideró la cobertura vertical de las seis principales especies de plantas leñosas de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán.

Arquitectura del follaje de las especies leñosas

El Análisis de Componentes Principales permitió discriminar las variables más importantes que caracterizan la arquitectura del follaje de las especies leñosas estudiadas. Los dos primeros componentes representan el 62.2% de la varianza total (Tabla 2) y fueron utilizados para describir las variaciones en la arquitectura del follaje entre las especies. El primer componente está principalmente asociado de manera positiva con el área foliar, la longitud del pecíolo y la frecuencia de las hojas por debajo del plano de la rama, y negativamente con el número de hojas de la rama (principalmente en la zona distal) (Tabla 2). En cuanto al segundo componente, está asociado negativamente con la variable número de hojas en la zona interna de la rama (Tabla 2).

Tabla 2. Análisis de Componentes Principales basado en las variables de la arquitectura del follaje de las seis especies leñosas de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán. Se muestran las contribuciones de las variables (en negrita las más importantes), los autovalores, el porcentaje de la varianza total al que corresponde cada componente y el porcentaje de varianza acumulado.

Variables	***Componentes***	
	CP 1	**CP 2**
Largo del pecíolo	**0.84**	-0.28
Frecuencia de hojas arriba del plano	-0.62	0.44
Frecuencia de hojas abajo del plano[1]	**0.74**	-0.52
Número de hojas (zona interna de la rama)	-0.55	**-0.63**
Número de hojas (zona media de la rama)	**-0.7**	-0.54
Número de hojas (zona distal de la rama)	**-0.73**	-0.34
Área foliar	**0.88**	-0.24
Distancia entre ramas (centro)	0.26	0.38
Distancia entre ramas (exterior)	0.08	0.46
Autovalor	3.82	1.77
% Varianza	42.5	19.7
% Varianza acumulada	42.5	**62.2**

[1] La variable "Frecuencia de hojas horizontal al plano" no se incluyó en el análisis ya que es una variable complementaria de las otras dos variables "Frecuencia de hojas arriba y abajo del plano", por lo tanto incluir las tres variables sería redundante en el análisis ya que corresponden a una proporción.

Las especies leñosas se ordenaron en el espacio multivariado de manera que en un extremo se ubicaron las especies de plantas con pocas hojas por rama y relativamente grandes, y pecíolos largos (como *P. flexuosa*, Tabla 3, Fig. 7) y en el otro extremo la especie *C. microphylla*, cuyos individuos poseen un elevado número de pequeñas hojas con peciolo corto (Tabla 3, Fig. 7).

En cuanto al segundo componente, las especies se ordenaron con *C. microphylla* con los valores más negativos en este eje (con mayor número de hojas en la sección interior), y ambas especies de *Larrea* spp. en el otro extremo.

En síntesis la ordenación en base a la arquitectura del follaje separó a las especies principalmente en tres grupos. El primer grupo correspondería a plantas de follaje agrupado, como *Condalia microphylla* que posee una gran cantidad de hojas en sus ramas, las cuales son pequeñas y de pecíolos cortos (Tabla 3). En el otro extremo se encuentran las plantas con un follaje más disperso, como el follaje de *Prosopis flexuosa*, el cual posee hojas grandes con pecíolos largos y más separadas a lo largo de las ramas (Tabla 3). Un tercer grupo lo conforman plantas con una arquitectura del follaje intermedias, las cuales corresponden a *Geoffroea decorticans, Larrea divaricata, L. cuneifolia* y *Capparis atamisquea*.

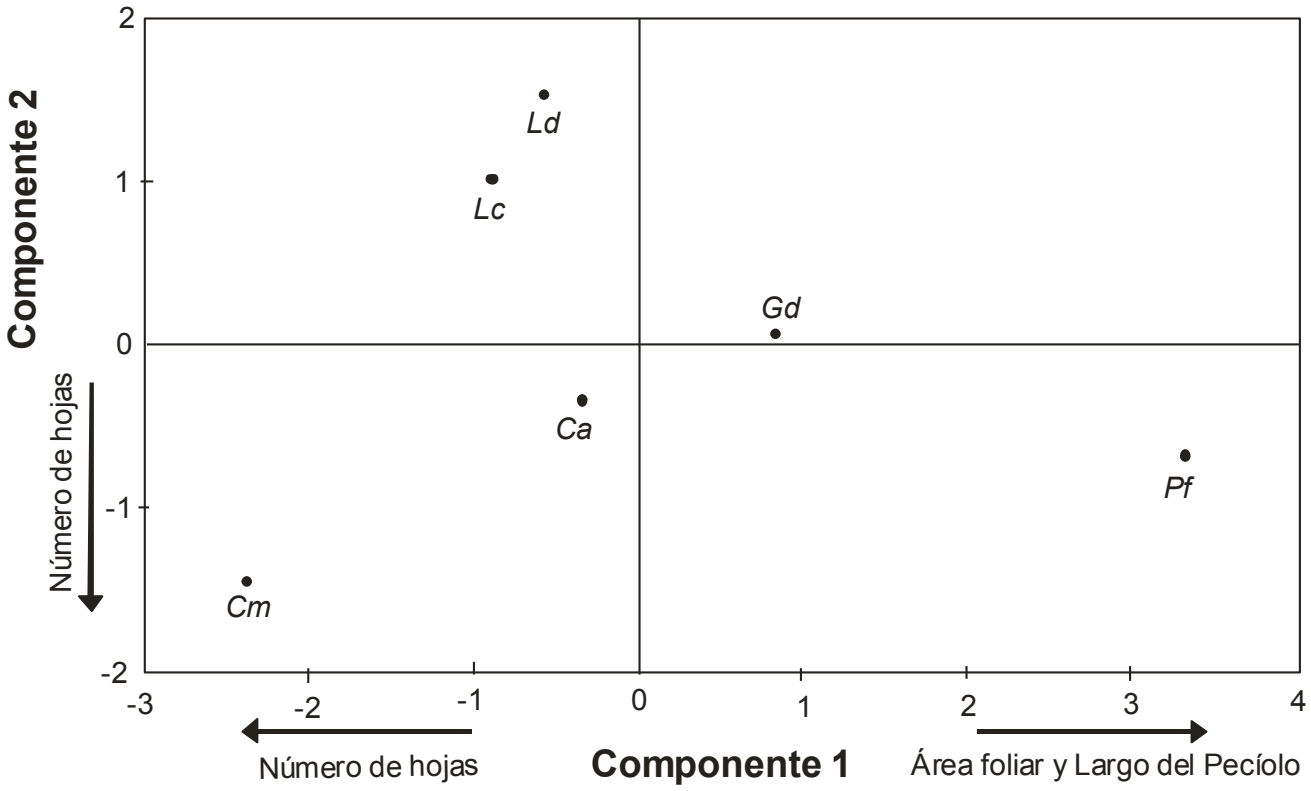


Figura 7. Posición de las especies leñosas de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán a lo largo de los primeros dos componentes del Análisis de Componentes Principales realizado con las variables de la arquitectura de follaje. Los acrónimos de las especies de plantas se encuentran en la Tabla 1.

Tabla 3. Variables de la arquitectura del follaje (± EE) para las seis especies leñosas de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán. Acrónimos de las especies de plantas en la Tabla 1. N= 10 individuos para cada especie de planta.

		Especies de plantas leñosas					
		Pf	**Ld**	**Gd**	**Ca**	**Cm**	**Lc**
Largo del pecíolo (mm)		21.1 ± 2.0	0.5 ± 0.0	5.2 ±0.2	1.7 ± 0.1	0.4 ± 0.0	0.4 ± 0.0
Frecuencia de la posición de la hoja (%)	*arriba*	31 ± 4.8	53.7 ± 6.3	44.7 ± 3	41 ± 2.7	48.7 ± 4.1	65.3 ± 2.5
	horizontal	21.3 ± 3.4	32.3 ± 4.8	21.7 ± 2.2	29.3 ± 3	31.3 ± 4.2	14.3 ± 3.1
	abajo	46.7 ± 5.2	14 ± 3	33.7 ± 2.5	29.7 ± 2.6	20 ± 2.3	20.3 ± 3.2
Número de hojas en 10 cm	*interna*	4.7 ± 0.9	4.4 ± 3.3	11.7 ± 3.8	115.9 ± 33.5	233.4 ± 59.8	23.5 ± 10.2
	media	17.1 ± 2.8	162.7 ± 29.4	22.1 ± 3.2	186.1 ± 31.7	579.5 ± 101.9	90.5 ± 27.5
	distal	20.5 ± 2.5	147.5 ± 21.7	32.7 ± 4.4	122.1 ± 32.1	521 ± 82.2	238.6 ± 45.8

Biomasa de artrópodos de follaje

Análisis de regresión masa-longitud para la estimación de la biomasa de artrópodos

Se analizó la relación masa-longitud para cinco grupos de artrópodos (Tabla 4), obteniéndose cinco ecuaciones lineales para determinar la masa (M) a partir de la longitud de los individuos (L). Los coeficientes de determinación fueron altos y todas las regresiones fueron significativas, por lo cual se consideró que las ecuaciones tuvieron un alto poder predictivo dentro del rango de longitudes considerados.

Dichas ecuaciones se utilizaron para calcular la biomasa (mg) de cada individuo de artrópodo colectado en los muestreos de artrópodos.

Tabla 4. Estimación de los parámetros para la relación entre la masa (M, mg) y la longitud (L, mm): $M = b_0 * L^{b_1}$, para los cinco grupos de artrópodos definidos. n = tamaño muestral, R^2 = coeficiente de determinación, b_0 y b_1 son los parámetros estimados en la relación Masa-Longitud. El rango de longitudes indica los valores extremos del largo del cuerpo de los individuos considerados para el análisis de regresión para cada grupo.

Grupos de artrópodos	*n*	*Rango de Longitudes (mm)*	b_0	b_1	R^2	*P*
Orden Araneae	10	1.30 - 8.6	0.0497	2.58	0.99	<0.0001
Orden Coleoptera	10	1.77 - 15	0.0428	2.55	0.96	<0.0001
Orden Heteroptera (sin Pentatomidae), Homoptera, Ortoptera y Díptera (Brachycera)	19	1.45 - 18.8	0.0339	2.4	0.95	<0.0001
Orden Hymenoptera, Lepidoptera (adultos), Solifuga y Díptera (Nematocera)	12	2.18 - 24	0.0198	2.15	0.9	<0.0001
Larvas	10	1.50 - 21.4	0.0174	2.26	0.95	<0.0001

La cantidad de datos para formar cada ecuación de regresión fueron similares a las usadas por Hódar (1996), donde N= 10 es el mínimo recomendado.

Biomasa de artrópodos por unidad de volumen en las distintas especies de plantas

Modelado de la heterocedasticidad

Para cada año y cada estación se construyeron y compararon modelos que incorporaron distintas estructuras de varianza en cada uno de los dos factores por separado ("especie leñosa" y "ambiente"). Debido a que estas variables explicatorias son factores categóricos, la única opción para modelar la variación residual en los distintos niveles es mediante la función *varIdent* (Zuur et al. 2009). La elección de la óptima estructura de varianza se llevó a cabo con la prueba de la razón del logaritmo de la verosimilitud (log likelihood ratio test, Zuur et al. 2009) entre el modelo sin incorporar una determinada estructura de

varianza y los distintos modelos incorporándola. Además se validó gráficamente el modelo utilizándose los residuos estandarizados (normalizados) siguiendo los lineamientos de Zuur et al. (2009).

Para los seis análisis de GLS que se realizaron (primavera-verano y otoño-invierno en cada uno en los años 1, 2 y 3) la óptima estructura de varianza correspondió al modelo que incorporó diferente varianza en los niveles del factor “especie”, es decir distinta varianza para las seis especies de plantas (Tabla 5), para el factor “ambiente” no fue necesario incorporar una estructura en su varianza.

Simplificación del modelo

Una vez determinada la estructura de varianza para cada modelo se procedió a la simplificación de cada uno de ellos (incorporación o no de las interacciones entre los dos factores) mediante el procedimiento denominado selección “hacia atrás” o *backward selection* (Crawley 2007, Zuur et al. 2009), removiendo los términos no significativos uno por uno. La evaluación de la significancia de cada uno de estos términos se realizó mediante una prueba de la razón del logaritmo de la verosimilitud (log likelihood ratio test) a través del comando *anova* (Crawley 2007), en donde se compara el modelo con los factores a evaluar con un modelo lineal generalizado nulo.

Tabla 5. Comparación de cada modelo lineal con su correspondiente GLS donde se modeló la heterocedasticidad, incorporando una estructura de varianza en el factor "especie". Se compararon los modelos mediante una prueba de la razón del logaritmo de la verosimilitud. En todos los casos el modelado de la heterocedasticidad en el factor "ambiente" resultó ser no significativo. Además se presenta el correspondiente AIC (criterio de información de Akaike).

	***gl*[a]**	***AIC***	***Log verosimilitud***	***L. ratio (L)***	*p*
Prim-Ver Año 1					
M. lineal general [b]	7	1630.5	-808.3		
M. GLS "sp" [c]	12	1607.4	-791.7	33.1	< 0.0001
Prim-Ver Año 2					
M. lineal general	13	3116.8	-1545.4		
M. GLS "sp"	18	3016.2	-1490.1	110.5	< 0.0001
Prim-Ver Año 3					
M. lineal general	13	3135.5	-1554.7		
M. GLS "sp"	18	3038.9	-1501.4	106.5	< 0.0001
Oto-Inv Año 1					
M. lineal general	7	1161.3	-573.6		
M. GLS "sp"	12	1151.4	-563.7	19.8	0.0013
Oto-Inv Año 2					
M. lineal general	13	3333.7	-1653.8		
M. GLS "sp"	18	3063.7	-1513.8	279.9	< 0.0001
Oto-Inv Año 3					
M. lineal general	13	2842.1	-1408.1	368.8	< 0.0001
M. GLS "sp"	18	2483.2	-1223.6		

[a] Los grados de libertad en el año 1 son menores debido a que en ese año el efecto "ambiente" no fue evaluado al no poseer datos para el ambiente jarillal.

[b] Modelo lineal general.

[c] Modelo "generalised least squares" con estructura de varianza en el factor "especie leñosa".

Resultado de los modelos mediante GLS

Una vez que se definieron los modelos se analizaron los efectos de la *especie de planta leñosa* y del *ambiente* para cada año en cada estación para la biomasa de artrópodos por unidad de volumen (m^3) (salvo en el año 1 en donde solo se evaluó el factor *especie*).
No se comparó estadísticamente el efecto de la estación (primavera-verano y otoño-invierno), sin embargo se puede observar una tendencia general de mayores valores de biomasa por unidad de volumen durante las estaciones estivales para todas las especies de plantas (Fig. 9). Sin embargo para algunas especies como las jarillas (*Larrea divaricata* y *L. cuneifolia*) se observó un patrón inverso durante el otoño-invierno del segundo año (ver más abajo).

En los años que se evaluaron los dos factores ("especie leñosa" y "ambiente") no se observó en ningún caso interacción significativa entre estos factores. Tampoco se observaron diferencias significativas entre los ambientes algarrobal y jarillal, de esta manera la biomasa de artrópodos por unidad de volumen no es afectada por el factor "ambiente" (Tabla 6).
En cuanto a las diferencias en la biomasa de artrópodos en las distintas especies de plantas leñosas, los patrones variaron de año a año.
Para las temporadas de **primavera-verano** no se encontraron diferencias significativas de biomasa de artrópodos entre las distintas especies de plantas para el primer año (Fig. 9a). Sin embargo para los años siguientes sí se pueden observar diferencias significativas con distintos patrones según el año. Durante la segunda estación de primavera-verano las especies *Larrea cuneifolia, Condalia microphylla* y *Capparis atamisquea*, son las que presentaron una mayor biomasa por unidad de volumen (Fig. 9c). En cambio durante el tercer año las especies leñosas con mayor biomasa de artrópodos fueron *Prosopis flexuosa* y *Condalia microphylla*, y el resto de las especies no presentan una marcada variación entre ellas (Fig. 9e).

Durante las estaciones de **otoño-invierno** el patrón de biomasa observado entre las distintas especies también dependió del año de muestreo. Para el primer año la especie *Larrea cuneifolia* fue la que presentó mayor biomasa de

artrópodos por unidad de volumen. El resto de las especies no se diferenciaron entre sí (Fig. 9b). Para la segunda temporada de otoño-invierno se destacaron ampliamente las jarillas (*L. cuneifolia* y *L. divaricata*) con valores de biomasa incluso superiores a los valores de la primavera-verano. Otras especies que presentaron valores altos de biomasa de artrópodos fueron *Condalia microphylla,* y *Prosopis flexuosa* en el ambiente algarrobal (Fig. 9d). Estos resultados, distintos al patrón general (i.e. menor cantidad de recursos en las temporadas de otoño-invierno), se debieron principalmente a un gran incremento en la abundancia de individuos de la familia Psyllidae (Homóptera) (ver discusión).

Para el tercer año, durante el otoño-invierno no se observaron diferencias significativas entre las distintas especies de plantas en cuanto a su biomasa de artrópodos por unidad de volumen (Fig. 9f).

Tabla 6. Resultados de las pruebas de razón del logaritmo de la verosimilitud (log likelihood ratio test) realizadas para evaluar los valores de significancia de cada uno de los factores y su interacción. Se utilizó el método de selección "para atrás", comparando cada término con su correspondiente modelo nulo. Se indican los grados de libertad, el estadístico (L. ratio) y el nivel de significancia para cada prueba. En negrita se destacan las pruebas que resultaron ser significativas.

Primavera-Verano	***gl***	***L ratio (L)***	**p**	***Otoño-Invierno***	***gl***	***L ratio (L)***	**p**
Año 1				**Año 1**			
Especie	5	9.17	0.10	Especie	5	13.47	**0.02**
Año 2				**Año 2**			
Especie	5	29.47	**<0.0001**	Especie	5	30.14	**<0.0001**
Ambiente	1	0.14	0.70	Ambiente	1	2.41	0.12
Interacción	5	4.94	0.42	Interacción	5	10.39	0.06
Año 3				**Año 3**			
Especie	5	28.85	**<0.0001**	Especie	5	7.14	0.21
Ambiente	1	1.01	0.31	Ambiente	1	0.61	0.43
Interacción	5	8.09	0.15	Interacción	5	2.83	0.72

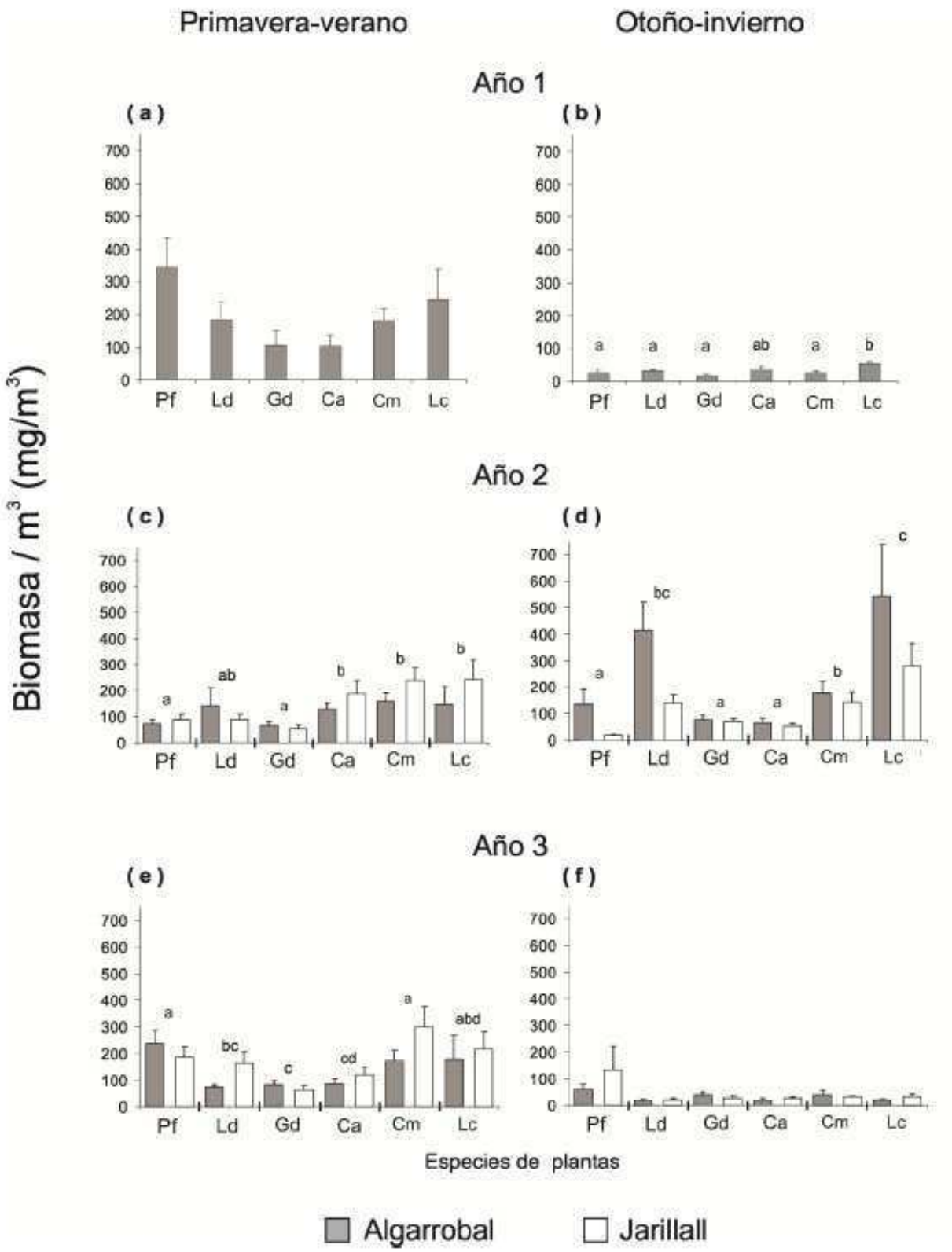


Figura 9. Biomasa de artrópodos (mg ± EE) por metro cúbico para cada especie leñosa en dos ambientes de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán: algarrobal (barras grises) y jarillal (barras blancas) durante la estación primavera-verano y otoño-invierno para tres años. N= 20 individuos para cada categoría. Distintas letras indican diferencias significativas (α= 0.05) para las comparaciones entre las especies leñosas. Los acrónimos de las especies de plantas se encuentran en la Tabla 1. Los *p* valores se indican en la Tabla 6.

Biomasa de artrópodos por pie vegetal

El volumen de la copa de los individuos de *Prosopis flexuosa* es dos órdenes de magnitud superior al volumen de las restantes especies de plantas (Tabla 7). Esta gran diferencia es la que determina las desigualdades en la biomasa de artrópodos por pie vegetal estimada para cada una de las especies de plantas, con *P. flexuosa* superando ampliamente a las demás especies leñosas en cuanto a su biomasa de artrópodos por pie vegetal (Fig. 10).

Durante el otoño-invierno *P. flexuosa* pierde gran parte de su follaje (momento en el cual el volumen de su copa disminuye, Tabla 7), sin embargo la tendencia general es que a pesar de esto siga siendo la especie que posee mayor biomasa de artrópodos sobre el follaje de cada uno de sus individuos comparado con las otras especies (Fig. 10).

En el otoño-invierno del segundo año en el ambiente algarrobal se puede observar también un inusual aumento de la biomasa de artrópodos sobre el follaje de *P. flexuosa* (Fig. 10d) comparado con la biomasa encontrada en primavera-verano, esto se debe principalmente a lo informado arriba sobre la gran abundancia de individuos de Psyllidae (Homoptera) durante ese período.

Tabla 7. Volumen de la copa (m^3 ± EE) de las diferentes especies leñosas en dos ambientes de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán. Bajo el supuesto de que los volúmenes de los individuos leñosos no varían interanualmente se juntaron los datos de los respectivas tres estaciones de primavera-verano por un lado y las tres estaciones de otoño-invierno por otro. N = 60 para el Algarrobal y N= 40 para el Jarillal para cada especie de planta. Los acrónimos de las especies se encuentran en la Tabla 1.

	Algarrobal		***Jarillal***	
	Primavera-Verano	**Otoño-Invierno**	**Primavera-Verano**	**Otoño-Invierno**
Pf	203.6 ± 17.3	193 ± 13	153.5 ± 14.3	124.5 ± 9.6
Ld	6.6 ± 0.5	7.9 ± 0.6	4.8 ± 0.5	5.9 ± 0.6
Gd	7.7 ± 0.6	8 ± 0.8	13.9 ± 1.6	14.1 ± 1.4
Ca	27.5 ± 2.7	28.9 ± 2.5	35.7 ± 4.0	30.5 ± 3.6
Cm	7 ± 0.7	6.6 ± 0.8	7.9 ± 1.0	6.9 ± 0.7
Lc	7.1 ± 0.7	6 ± 0.7	5.6 ± 0.5	6 ± 0.4

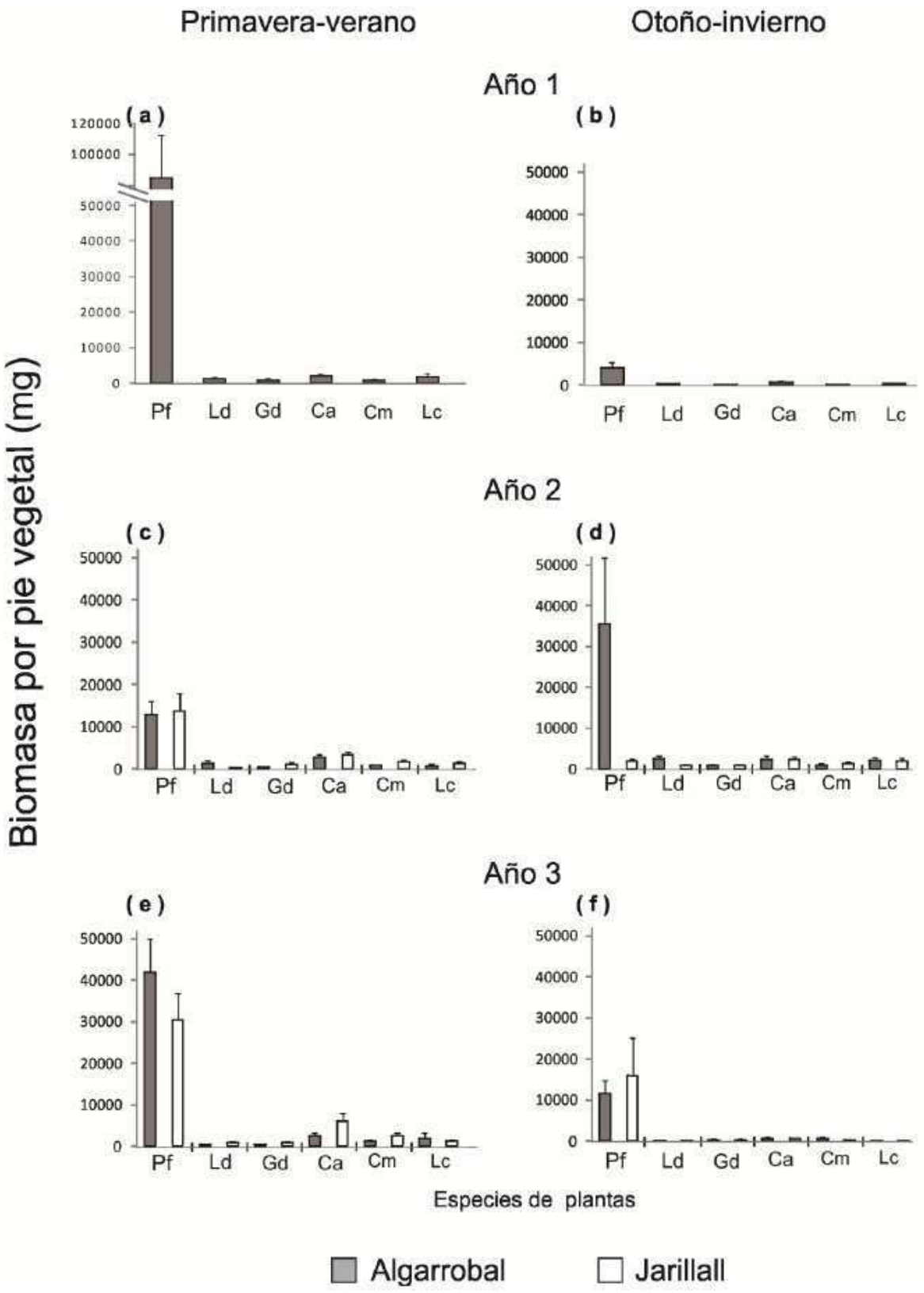


Figura 10. Biomasa (mg ± EE) de artrópodos por pie vegetal en dos ambientes de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán: algarrobal (barras grises) y jarillal (barras blancas) durante la estación de primavera-verano y la de otoño-invierno para tres años. N= 20 individuos para cada categoría. Los acrónimos de las especies de plantas se encuentran en la Tabla 1.

Caracterización de las especies de plantas según la importancia de distintos órdenes de artrópodos

Los Análisis de Componentes Principales permitieron discriminar grupos taxonómicos de artrópodos que determinaron diferencias especialmente entre las dos temporadas de muestreo y también algunas especies de plantas en ciertas épocas en particular.

Los primeros dos componentes representaron el 36 % (Algarrobal) y 43 % (Jarillal) de la varianza total (Tabla 8). Para ambos ambientes el primer componente se asoció positivamente con la presencia de larvas de lepidópteros y con heterópteros. Además, en el Algarrobal también se asociaron los formícidos, mientras que en el Jarillal las arañas y lepidópteros adultos.

El segundo componente en el Algarrobal se asocia positivamente a la presencia de arañas y lepidópteros adultos y negativamente a los homópteros, mientras que en el Jarillal se asocian positivamente los homópteros, larvas de hemípteros y otras larvas (Tabla 8).

En el espacio multivariado se puede observar cierto grado de separación a lo largo de ambos ejes de los datos de las especies de plantas en las primaveras-veranos con respecto a los otoños-invierno, siendo que este patrón se repite en el Algarrobal y el Jarillal (Fig. 11 y 12). Los puntos correspondientes a las estaciones de primavera-verano se ubicaron más dispersos en el espacio multivariado generado por los dos componentes principales, lo cual indicaría una mayor variabilidad entre las distintas especies de plantas en cuanto a la presencia de ciertos órdenes y/o familias de artrópodos en las estaciones estivales (ver puntos en azules y negros en Fig. 11 y 12). En ambos ambientes se puede observar que durante la primavera-verano varias especies de plantas se disponen hacia valores positivos del primer componente, lo que indicaría una mayor biomasa de larvas de lepidópteros, formícidos y heterópteros en el ambiente Algarrobal, y de arañas, adultos y larvas de lepidópteros y heterópteros en el Jarillal.

Por otro lado, las muestras de artrópodos obtenidas durante los otoños-inviernos presentaron un patrón mucho más agrupado en el diagrama de componentes principales, ubicándose casi todos los puntos hacia los valores

negativos para ambos ejes. En el ambiente Algarrobal la mayoría de los puntos se encuentren en el cuadrante inferior izquierdo, asociándose con la presencia de homópteros y perdiendo su asociación con las larvas de lepidópteros, formícidos y heterópteros (Fig. 11). Particularmente se destacan las dos especies de jarillas en el otoño-invierno del año 2, con los valores más negativos para ambos ejes, en concordancia con los datos de biomasa por metro cúbico para estas especies (incremento en biomasa de la familia Psyllidae (Homoptera), ver más arriba). Para el ambiente Jarillal, las especies de plantas durante los otoños-inviernos tampoco se asocian con larvas de lepidópteros, formícidos y heterópteros, y al igual que en el ambiente algarrobal en el año 2 la jarilla *Larrea cuneifolia* se destaca por su asociación con el segundo eje en donde la contribución del orden Homóptero, entre otros, es alta (Fig. 12).

Las especies presentaron mayores índices de diversidad de órdenes y familias de artrópodos durante la primavera-verano, con *Prosopis flexuosa, Capparis atamisquea, Condalia microphylla* y *Geoffroea decorticans* presentando los mayores valores (Tabla 9). Las dos especies de jarillas (*L. cuneifolia* y *L. divaricata* presentaron los menores valores de diversidad, particularmente durante los otoños-inviernos.

Tabla 8. Análisis de Componentes Principales basado en los grupos taxonómicos presentes en las muestras de artrópodos de las seis especies leñosas de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán en el ambiente Algarrobal y Jarillal (tres y dos años de muestreo respectivamente). Se muestran las contribuciones de las variables (en negrita las más importantes), los autovalores, el porcentaje de la varianza total al que corresponde cada componente y el porcentaje de varianza acumulado.

ALGARROBAL			***JARILLAL***		
Variables	***Componentes***		***Variables***	***Componentes***	
	CP 1	**CP 2**		**CP 1**	**CP 2**
Orden Araneae	0.57	**0.61**	Orden Araneae	**0,86**	0,22
Orden Coleoptera	0.36	0.25	Orden Coleoptera	0,51	0,38
Orden Diptera	0.28	0.24	Orden Diptera	0,59	-0,31
Orden Heteroptera	**0.73**	0.00	Orden Heteroptera	**0,74**	-0,17
Orden Homoptera	0.08	**-0.60**	Orden Homoptera	-0,17	**0,62**
Ninfas Hemípteros	0.40	-0.35	Ninfas Hemípteros	0,34	**0,66**
Orden Hymenoptera (sin Formicidae)	-0.36	0.54	Orden Hymenoptera (sin Formicidae)	0,39	0,12
Familia Formicidae	**0.78**	0.20	Familia Formicidae	0,54	0,15
Orden Lepidoptera (adultos)	0.03	**0.61**	Orden Lepidoptera (adultos)	**0,75**	-0,24
Orden Lepidoptera (larvas)	**0.79**	-0.20	Orden Lepidoptera (larvas)	**0,74**	-0,16
Otras larvas	0.46	-0.32	Otras larvas	-0,15	**0,71**
Orden Thysanoptera	-0.06	0.14	Orden Thysanoptera	0,1	-0,23
Orden Psocoptera	-0.12	-0.19	Orden Psocoptera	-0,13	-0,46
			Otros	0,08	0,56
Autovalor	2.83	1.87		3.64	2.34
% Varianza	22	14		26	17
% Varianza acumulada	22	**36**		26	**43**

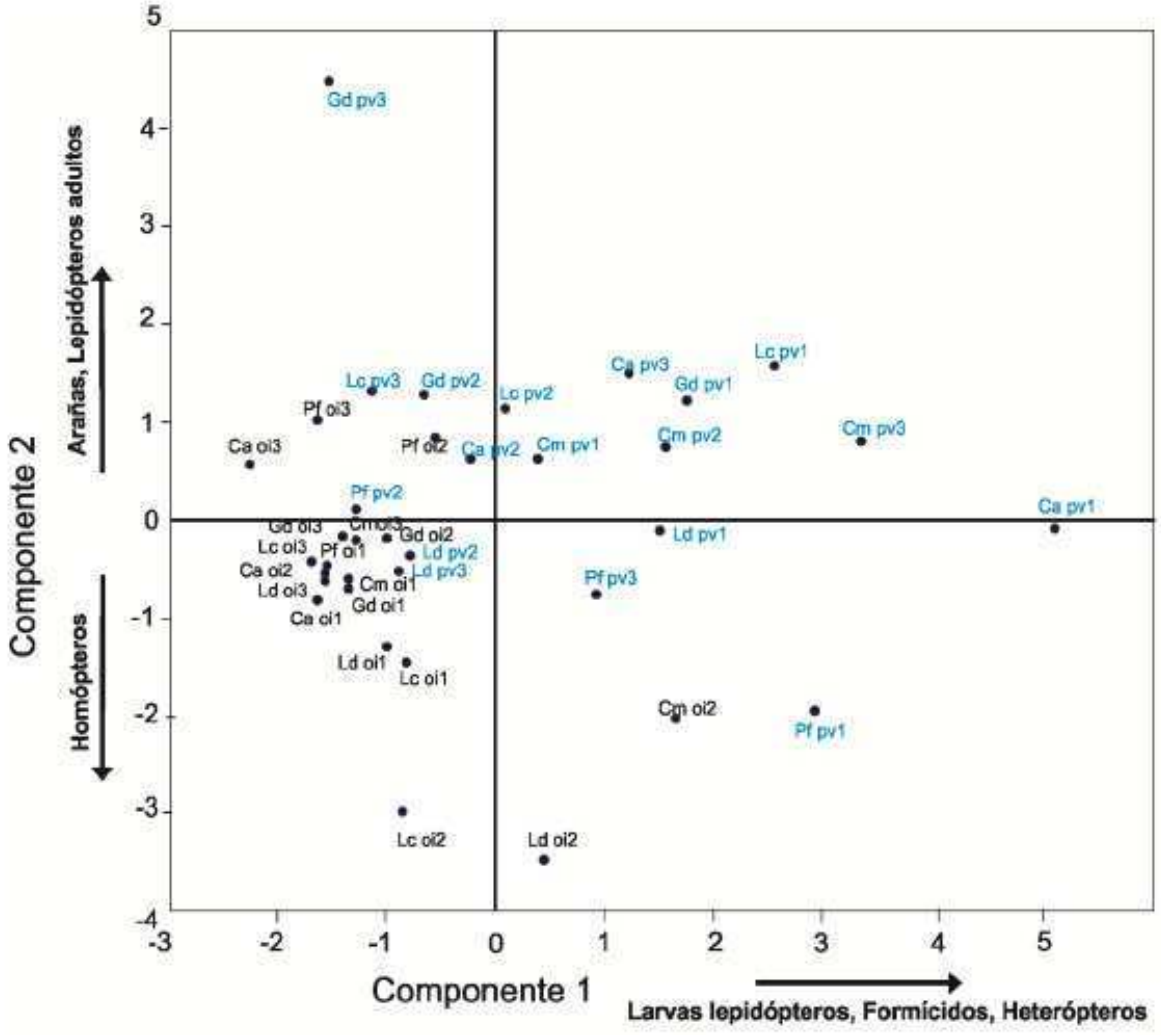


Figura 11. Posición de las especies leñosas en el ambiente Algarrobal de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán a lo largo de los primeros dos componentes del Análisis de Componentes Principales realizado con los distintos grupos taxonómicos de artrópodos. Se diferencian las dos estaciones de muestreo (pv= primavera-verano, en azul; oi = otoño-invierno, en negro) durante tres años. Los acrónimos de las especies de plantas se encuentran en la Tabla 1.

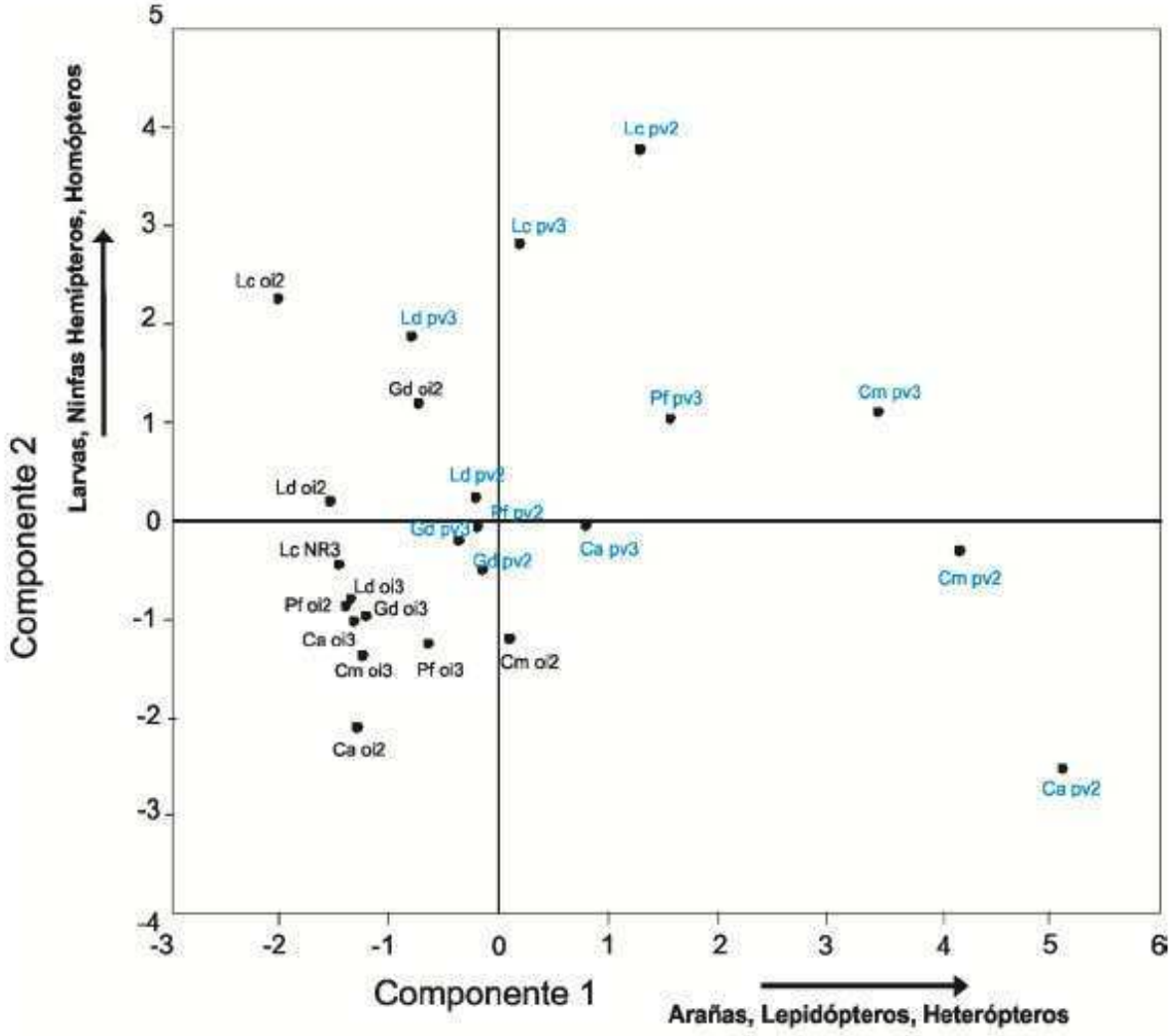


Figura 12. Posición de las especies leñosas en el ambiente Jarillal de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán a lo largo de los primeros dos componentes del Análisis de Componentes Principales realizado con los distintos grupos taxonómicos de artrópodos. Se diferencian las dos estaciones de muestreo (pv= primavera-verano, en azul; oi = otoño-invierno, en negro) durante dos años. Los acrónimos de las especies de plantas se encuentran en la Tabla 1.

Tabla 9. Índices de diversidad según Shannon-Wiener calculado con las abundancias relativas de los distintos órdenes y familias de artrópodos presentes en las distintas especies de plantas de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán. Los acrónimos de las especies de plantas se encuentran en la Tabla 1.

	Índices de diversidad de Shannon (H)	
Especies de plantas	Primavera-Verano	Otoño-Invierno
Ca	2.1	1.64
Cm	2	1.83
Gd	2	1.4
Lc	1.51	0.3
Ld	1.53	0.3
Pf	2.18	1.79

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en el presente capítulo ofrecen un panorama sobre algunos factores que pueden estar determinando la disponibilidad de alimento para las aves insectívoras estudiadas y que podrían explicar los patrones de comportamiento de alimentación que se estudiarán en los siguientes capítulos (Capítulo 3 y 4). En base a las preguntas formuladas como objetivos particulares se puede contestar que:

- La cobertura de las especies de plantas fue distinta en las tres parcelas estudiadas, lo cual indica que existe diferente disponibilidad de sitios para buscar alimento para las aves insectívoras de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán.
- Cada una de estas especies de plantas difirió en su arquitectura del follaje y en la biomasa de artrópodos por pie vegetal, ofreciendo distintas oportunidades a las aves que buscan alimento sobre su follaje.

En cuanto a la arquitectura del follaje, las especies podrían agruparse en tres grupos: 1) *C. microphylla* como la especie con un follaje más agrupado (elevado número de hojas, pecíolos cortos y una distribución homogénea de las hojas a lo largo de la rama), 2) *P. flexuosa* como la especie con el follaje más disperso (largos pecíolos y bajo número de hojas) y 3) el resto de las especies

representando un tipo de follaje de características intermedias entre agrupado y disperso.

En cuanto a los recursos alimenticios se pudo observar que la dinámica temporal de la biomasa de artrópodos en las distintas especies leñosas de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán es muy variable, no así la dinámica espacial ya que no se encontraron diferencias entre los dos ambientes para la biomasa de artrópodos por unidad de volumen.

En otros ambientes desérticos también se ha encontrado que las poblaciones de insectos son muy variables estacionalmente (Orians et al. 1977, Whitford y Creusere 1977). En este trabajo se ha observado un patrón estacional de los recursos alimenticios, ya que durante las épocas de primavera-verano las especies leñosas presentaron generalmente mayor biomasa de artrópodos y fueron más variables en cuanto a presencia de distintos órdenes artrópodos. Sin embargo se encontró que ciertas especies de plantas como las jarillas (*Larrea* sp.) presentan, en ciertos años, un patrón inverso con respecto a la biomasa, es decir con mayor biomasa durante el otoño-invierno.

Debandi (1999) encontró patrones similares a los de este trabajo, estudiando los artrópodos que habitan en el follaje de las plantas en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán. En dicho trabajo se encontró que las precipitaciones no explicarían los cambios en la riqueza, diversidad y dominancia de los artrópodos.

La variabilidad interanual encontrada en los datos de biomasa en este capítulo tampoco parecería ser explicada por el patrón de lluvias previas, al menos para la explosión de individuos de la familia Psyllidae (Homoptera) durante el otoño-invierno del año 2, ya que las precipitaciones previas a dicha explosión no fueron más abundantes que las del año anterior (ver Fig. 6). Este incremento en la abundancia de esta familia de Homóptero determinó que se encontraran ramas de jarillas, por ejemplo, con más de 300 y 500 individuos de Psylloidea (*Larrea cuneifolia* y *L. divaricata* respectivamente) llegando a representar el 98 % de la abundancia de artrópodos en ambas jarillas. Además esta familia de Homóptero fue el taxón más abundante en todas las especies de plantas en esa época. La importancia de la familia Psyllidae (Homoptera) en determinar los altos valores de biomasa en la temporada de otoño-invierno del 2008 en

varias especies de plantas (especialmente las dos especies de jarillas) también fue registrada por Debandi (1999), quien atribuyó a la especie *Panisopelma exigua* (Psyllidae) la alta dominancia y baja equitatividad en la diversidad de artrópodos presentes en *L. cuneifolia* y *L. divaricata* en Ñacuñán.

En cuanto a la biomasa de artrópodos que pueden presentar los individuos leñosos en la totalidad del volumen de su copa, se encontraron diferencias de dos órdenes de magnitud al comparar la biomasa de artrópodos estimada en el volumen de individuos de *Prosopis flexuosa* con el resto de las especies de plantas, aún en otoño-invierno, momento en que los algarrobos pierden la mayor parte de su follaje.

En síntesis,

- a escala espacial existe diferente disponibilidad de sitios para buscar alimento, ya que la cobertura de las especies de plantas es distinta en las tres parcelas estudiadas
- la variabilidad estacional de los artrópodos va a tener un mayor o menor impacto en las aves dependiendo de la especie de planta que seleccionen para buscar su alimento ya que: en algunas especies de plantas disminuyó la biomasa de artrópodos en invierno, en otras especies no hubo diferencias estacionales, y en otras especies de plantas aumentó la biomasa de artrópodos (i.e.: las jarillas). Además existen especies leñosas que pueden mantener la cantidad de recursos alimenticios para las aves debido al tamaño del volumen de su follaje, manteniendo una alta cantidad de biomasa de artrópodos por pie vegetal (i.e.: *P. flexuosa*). A todo esto hay que sumarle la variación interanual encontrada, la cual responde de distintas maneras en las especies de plantas.
- la variabilidad en cuanto a la arquitectura del follaje de las seis especies de plantas leñosas (desde especies con pequeñas hojas agrupadas y pecíolos cortos hasta especies con un follaje más disperso y pecíolos largos) ofrece distintas posibilidades y microhábitats para buscar alimento a las aves. Estos factores tendrán un mayor o menor impacto en las aves dependiendo de su comportamiento de alimentación (ver Capítulo 3).

La selección de especies de plantas y el comportamiento de alimentación de las aves serán estudiados y discutidos en el siguiente capítulo a partir de los resultados hasta aquí presentados.

CAPÍTULO 3

SELECCIÓN DE SITIOS DE ALIMENTACIÓN POR AVES INSECTÍVORAS EN EL DESIERTO DEL MONTE: DINÁMICA ESPACIAL Y ESTACIONAL

CAPÍTULO 3

SELECCIÓN DE SITIOS DE ALIMENTACIÓN POR AVES INSECTÍVORAS EN EL DESIERTO DEL MONTE: DINÁMICA ESPACIAL Y ESTACIONAL

INTRODUCCIÓN

La selección de un *sitio de alimentación* por parte de las aves puede ser considerada un nivel del proceso jerárquico de selección del hábitat (Johnson 1980). Al estudiar dicho proceso jerárquicamente, la selección de hábitat de primer nivel u orden puede ser definida como la selección del rango geográfico de la especie; el segundo orden de selección correspondería al área de acción de un individuo. Dentro de esta área de acción las aves pueden seleccionar un determinado sitio de alimentación (e.g. una determinada especie de planta leñosa para las aves insectívoras estudiadas en esta tesis). Este tipo de selección puede ser definido como una selección de tercer orden o selección de microhábitat (Block y Brennan 1993).

Al hablar de "selección" (de un recurso, de hábitat, del espacio) dicho término puede confundirse con otro utilizado frecuentemente en la literatura: el término "uso" (Thomas y Taylor 1990, Block y Brennan 1993, Jones 2001). "Uso" hace referencia a la cantidad de recurso que un individuo utiliza en un período de tiempo, y se lo utiliza para describir una situación en particular; en cambio el término "selección" involucra un proceso en el cual un individuo elije un recurso frente a otro. Esto significa que un animal selecciona un determinado recurso

cuando lo utiliza en distinta proporción a su disponibilidad en el ambiente (Johnson 1980, Manly et al. 1993)[1].

La selección de especies de plantas leñosas como sitios de alimentación es un fenómeno bien documentado dentro de los estudios del comportamiento de alimentación por las aves (e.g., Holmes y Robinson 1981, Greenberg y Bichier 2005, Cueto y Lopez de Casenave 2002, Gabbe et al. 2002, Oyugi et al. 2012, Chust et al. 2012). Para estudiar la selección de los sitios de alimentación por las aves ciertos parámetros suelen ser registrados además de la especie de planta: la altura utilizada por el ave, la posición dentro de la copa del árbol o arbusto, el sustrato del cual fue tomado el alimento, entre otros (Remsen y Robinson 1990).

Existen distintos factores que pueden determinar la selección de sitios de alimentación por parte de las aves insectívoras, siendo los más importantes la abundancia y distribución de las presas (Holmes y Robinson 1981, Holmes y Schultz 1988, Whelan 1989, Robinson y Holmes 1984, Diaz et al. 1998, Hino et al. 2002) y la arquitectura del follaje de las plantas (Holmes y Robinson 1981, Unno 2002, Park 2005, Park et al. 2008, Parrish 1995, Whelan 1989, 2001).

Con respecto a la abundancia del recurso alimenticio, se han encontrado correlaciones positivas entre índices de selectividad de especies de plantas por parte de las aves y la abundancia de artrópodos de dichas especies leñosas (Unno 2002). Hino et al. (2002) también encontraron que algunas especies de aves seleccionan especies de árboles con una mayor biomasa total de artrópodos, mientras que otras seleccionan las especies leñosas con mayor densidad de artrópodos por área foliar.

En cuanto a la arquitectura del follaje como factor determinante de la selección, estudios tanto a campo (Holmes y Robinson 1981, Unno 2002, Park 2005, Park et al. 2008) como experimentales (Parrish 1995, Whelan 1989, 2001) sugieren que las aves seleccionan especies de plantas con una arquitectura de follaje que facilita el encuentro y la captura de presas. Esta facilitación para acceder y capturar las presas está relacionada con las maniobras de captura y los

[1] Otro término ecológico con el cual se suelen confundir el “uso” y la “selección” es la “preferencia”, la cual se define como la probabilidad de que un componente sea elegido si es ofrecido en iguales proporciones que los demás componentes (Johnson 1980).

movimientos que las aves realizan cuando buscan dichas presas (ver más adelante *Maniobras de captura de presas*).

Sin embargo, los factores mencionados anteriormente por sí solos no determinan la selección de especies de plantas, sino que la selección de una especie de planta u otra como lugar donde capturar presas es una interacción dinámica, involucrando factores tanto como la arquitectura del follaje como la abundancia, tipo y distribución de las presas (Holmes y Robinson 1981, Whelan 1989). Esta interacción dinámica puede observarse en distintos experimentos de preferencia donde se manipuló la densidad de presas en especies de plantas con distinta arquitectura de follaje (Parrish 1995, Whelan 1989). En estos experimentos el incremento de biomasa de presas ofrecido revirtió la preferencia de un tipo de follaje en particular (Whelan 1989)

Maniobras de captura de presas

Se define como "ataque" a la secuencia del comportamiento de alimentación desde el momento en que el ítem alimenticio (o el sustrato que lo contiene) es visualizado por el ave hasta el momento en que un intento de captura es realizado (Remsen y Robinson 1990). El tipo de maniobras de ataque puede categorizarse con respecto a la complejidad y a la agilidad requerida, y éstas se pueden clasificar en maniobras aéreas y no aéreas. Se considera que las primeras (e.g., caza por revoloteo, caza al vuelo) requieren una mayor agilidad y son más costosas energéticamente que aquellas maniobras en las cuales el alimento es removido directamente desde un sustrato cercano a la percha del ave (e.g., recolección) (Remsen y Robinson 1990).

Los distintos tipos de maniobras con las cuales las aves pueden capturar a sus presas están determinadas principalmente por la morfología del ave, la cual les otorga a las distintas especies la habilidad para realizar un determinado tipo de maniobras y las limita para realizar otras (Fitzpatrick 1985, Carrascal et al. 1990, Moermond 1990, Forstmeier y Keßler 2001). Sin embargo la utilización de distintas maniobras también puede estar determinada por otros factores extrínsecos al ave, como por ejemplo: 1) cambios en la disponibilidad de distintos tipos de presa a capturar (Martin y Karr 1990, Böhm y Kalko 2009), 2) por el tipo de microhábitat en el cual se captura a la presa (e.g. distinto uso de maniobras en arbustos y sobre el suelo, Díaz et al. 1998), 3) por cambios en el

acceso a las presas (e.g. en aves intermareales la maniobra utilizada varia según la penetrabilidad de la arena, Kuwae et al. 2010) o 4) por la arquitectura del follaje de las plantas (Unno 2002, Hino et al. 2002, Park et al. 2008). En cuanto a este último factor, Whelan (2001) demostró que las aves realizan diferentes maniobras de ataque según las diferencias en la arquitectura del follaje entre distintas especies de plantas; además las diferencias en la disposición del follaje podrían limitar la eficiencia de las maniobras utilizadas para capturar a sus presas

De esta manera, la arquitectura del follaje de las plantas es un factor que puede determinar no solo el uso de una determinada maniobra de ataque sino la selección por parte de las aves de la especie en la cual buscan su alimento. Por ejemplo, se ha encontrado que las aves que realizan maniobras de recolección para capturar a sus presas seleccionan especies de plantas con follaje denso y hojas pequeñas con pecíolos cortos (Holmes y Robinson 1981, Robinson y Holmes 1982, 1984, Cueto y Lopez de Casenave 2002), mientras que aves que realizan capturas mediante maniobras de revoloteo son menos afectadas por las diferencias en la estructura del follaje y no muestran una selección por particulares especies de plantas (Holmes y Robinson 1981).

Dinámica espacial y estacional del comportamiento de alimentación

El comportamiento de alimentación de las aves puede sufrir cambios espaciales y temporales. Las aves se pueden comportar de una manera determinada de acuerdo a la complejidad estructural de la vegetación de diferentes hábitats (Maurer y Whitmore 1981, Sabo y Holmes 1983) y también presentar variaciones de acuerdo a la estación del año (Miles 1990, Ford et al. 1990, Chouteau y Fenosoa 2008, Böhm y Kalko 2009).

Se ha observado que las aves modifican ciertas variables del comportamiento según el tipo de hábitat, habiéndose encontrado variaciones en la selección de especies de árboles (Maurer y Whitmore 1981, Block 1990), la altura de alimentación (Maurer y Whitmore 1981), la maniobra utilizada para capturar presas (Lyons 2005) y el uso de diferentes sustratos donde capturarlas (Wiens et al. 1987 b, Adamík et al. 2003, Tebbich et al. 2004).

En cuanto a los cambios estacionales en el comportamiento de las aves, éstos pueden ocurrir debido a diversos factores, como cambios en la fenología de las

plantas (Ghosh et al. 2011) o cambios en la disponibilidad de recursos alimenticios (Ford et al. 1990, Tebbich et al. 2004). Las variables del comportamiento de las aves en las cuales se han encontrado variaciones estacionales son: las maniobras de ataque a las presas (Ford et al. 1990, de Mendoça et al. 2004, Chouteau y Fenosoa 2008), la tasa de ataque (Chouteau y Fenosoa 2008), los sustratos donde capturan las presas (Hejl et al. 1990, Miles 1990, Tebbich et al. 2004), las especies de plantas seleccionadas para buscar alimento (Miles 1990, Mills 2007, Böhm y Kalko 2009) y la altura de alimentación (Sakai y Noon 1990, Ghosh et al. 2011), entre otras.

En los ambientes desérticos las aves están expuestas a alternaciones de períodos con escasos y períodos con abundantes recursos alimenticios debido a la marcada estacionalidad climática en dichos ambientes (Miles 1990, Wiens 1991). En la Reserva de Biósfera de Ñacuñán durante los meses de primavera-verano en la mayoría de las especies de árboles y arbustos se encontró una mayor riqueza (Debandi 1999) y mayor biomasa de artrópodos (Capítulo 2) comparado con las estaciones invernales. Las aves en general, poseen diferentes estrategias para enfrentar las distintas restricciones y oportunidades que les ofrece el ambiente desértico, así en la Reserva de Ñacuñán las aves pueden: 1) poseer un comportamiento migratorio abandonando el sitio o 2) permanecer como residentes del área y cambiar aspectos de su comportamiento de alimentación para enfrentar dichos cambios (Capítulo 1). De las aves que permanecen como residentes en la Reserva de Ñacuñán en esta tesis se evaluarán los aspectos estacionales de *Stigmatura budytoides*.

OBJETIVOS

El objetivo general de este capítulo es evaluar la selección de sitios de alimentación por las aves (especies de plantas, alturas y sustratos) y la selección de maniobras de captura de presas. El comportamiento de alimentación se evaluará a nivel espacial en dos hábitats con distinta complejidad estructural: Algarrobal y Jarillal para tres especies de aves: *Stigmatura budytoides, Serpophaga griseicapilla* y *Poospiza torquata*. Los

aspectos estacionales del comportamiento serán estudiados en *Stigmatura budytoides*[2]. A partir de este objetivo se pretende responder las siguientes preguntas particulares:

1) ¿Las aves insectívoras seleccionan especies de plantas para buscar alimento?;

2) En caso de existir selección: a-¿Las aves insectívoras seleccionan las especies de plantas con mayor biomasa de artrópodos?, b-¿Las aves insectívoras seleccionan las especies de plantas con un tipo de follaje que facilita el acceso a las presas?;

3) ¿Varía espacialmente y/o estacionalmente el comportamiento de alimentación de las aves insectívoras?

MÉTODOS

Comportamiento de alimentación de las aves

Se registró el comportamiento de alimentación de aves insectívoras en las cuatro estaciones del año, abarcando tres temporadas de primavera-verano y tres temporadas de otoño-invierno[3] en tres parcelas de 10 hectáreas cada una. Dos parcelas corresponden al ambiente Algarrobal y una tercer parcela corresponde al ambiente de Jarillal. La cobertura de especies de plantas de cada parcela se describe en *Resultados* del Capítulo 2.

Durante cada período de muestreo, se recorrió sistemáticamente cada una de las tres parcelas desde el amanecer hasta el mediodía y durante las primeras horas de la tarde hasta el atardecer, a excepción de los días lluviosos o con vientos fuertes. Para evitar replicar observaciones de los individuos

[2] Como se explicó en la sección Aves estudiadas del Capítulo 1, en las especies *Serpophaga griseicapilla* y *Poospiza torquata* sólo se evaluaron los cambios en el comportamiento a nivel espacial y durante la época reproductiva, debido a que: 1) *S. griseicapilla* posee un comportamiento migrador y sólo está presente en el área de estudio durante las primaveras y veranos y 2) *P. torquata* si bien es residente solo forma parte del gremio de las aves insectívoras de follaje durante la primavera-verano.

[3] Los períodos de muestreo son los mismos en los cuales se tomaron las muestras de artrópodos (ver Capítulo 2). El muestreo abarcó tres años consecutivos, los cuales corresponden a: primavera-verano 2006 a otoño-invierno 2007, primavera-verano 2007 a otoño-invierno 2008, y primavera-verano 2008 a otoño-invierno 2009, de aquí en adelante: *año 1, año 2* y *año 3*, respectivamente.

muestreados se recorrieron distintas zonas de la parcela abarcando la mayor superficie posible en cada día de muestreo. Además no se realizaron muestreos en días consecutivos en cada parcela para evitar dependencia temporal de los datos de muestreo en caso de encontrarse con individuos ya observados. En muchos casos se pudo asignar las observaciones a un determinado individuo, ya que muchas de las aves estaban marcadas con combinaciones de anillos de colores que permitían su identificación. Para los detalles sobre los métodos de captura y marcado ver Sagario et al. (2014) y Lacoretz et al. (2012). Las observaciones de un mismo individuo en distintos días de muestreo dentro de la misma temporada se consideraron como secuencias independientes.

Cada vez que se observó un ave capturando alimento se registraron las siguientes variables en un grabador digital: especie de ave, especie leñosa sobre la que fue capturada su presa, sustrato del cual fue obtenido el alimento, maniobra de ataque y la altura a la cual realizó cada ataque. Las especies de árboles y arbustos sobre las cuales las aves realizaron la captura del alimento correspondieron a alguna de las especies leñosas de la reserva: *Prosopis flexuosa, Geoffroea decorticans, Larrea divaricata, Larrea cuneifolia, Capparis atamisquea* y *Condalia microphylla.* Los sustratos considerados fueron: ramas, ramitas, follaje (incluye hojas y pecíolos), agallas, flores y aire.

Las maniobras de ataque a las presas se agruparon en tres categorías (basadas en las categorías de Remsen y Robinson 1990): **(1)** ***recolección*** (*glean*): cuando un ave posada captura alimento desde la superficie de un sustrato cercano (incluye también a las categorías *reach* y *hang* de Remsen y Robinson 1990); **(2)** ***revoloteo*** (*sally-hover*): cuando un ave captura alimento desde la superficie de un sustrato mientras está en vuelo (incluye también a la categoría *sally-stall* de Remsen y Robinson (1990), pero dirigida a un alimento sobre un sustrato); **(3)** ***caza al vuelo*** (*sally-strike*): cuando un ave vuela desde un sustrato para capturar una presa en el aire (de acuerdo a la terminología de Remsen y Robinson (1990), pero restringida a maniobras dirigidas a presas en vuelo). Se consideró como un *ataque* a todos los *"intentos de ataque"* aunque no se pudiera determinar si éste fue exitoso; esto es debido al pequeño tamaño

que generalmente poseen las presas, con lo cual es difícil determinar el éxito de la captura.

Tratamiento de datos del comportamiento de alimentación

Los datos de las tres temporadas de primavera-verano se agruparon para cada especie de ave para analizar el comportamiento de alimentación (y de las tres temporadas de otoño-invierno para *S. budytoides*), dado que no se observaron grandes diferencias en las variables analizadas en este capítulo para los distintos años. Para cada especie de ave se evaluó por separado cada una de las tres parcelas.

Cuando se trabaja con datos observacionales, se puede utilizar principalmente dos tipos de registros: 1) observaciones iniciales (donde sólo se registra la primera observación del individuo), o 2) observaciones secuenciales (donde se registran varias observaciones consecutivas del mismo individuo). En este trabajo se utilizaron las observaciones secuenciales de cada individuo de ave para evaluar el comportamiento de alimentación, debido a que las observaciones iniciales pueden estar sesgadas por su conspicuidad. Esto se debe a que el primer comportamiento detectado por lo general es el más llamativo y además porque las aves pueden ser más visibles en las áreas más conspicuas de su hábitat (Holmes y Robinson 1988, Morse 1990). Por otra parte, las observaciones secuenciales podrían revelar más sobre el comportamiento de estas especies que la observación inicial (Holmes y Robinson 1988, Morse 1990) y proveen un repertorio más completo del comportamiento de alimentación (Morrison 1984, Morse 1990). Sin embargo, este tipo de observaciones no son independientes unas de otras ya que pueden estar autocorrelacionadas temporalmente (Hejl et al. 1990, Morse 1990). A fin de evitar este problema de falta de independencia, se utilizaron las secuencias de observaciones de cada individuo como una sola observación y se utilizó la metodología de Airola y Barrett (1985) para determinar frecuencias (i.e. de uso de especies de plantas; de maniobras de ataque; de alturas y de sustratos). De esta manera cuando se registraron *n* observaciones consecutivas de un individuo, cada observación contribuyó a la frecuencia total de la especie por un valor de *1 / n*, y todas las observaciones de un mismo

individuo contribuyó en $\Sigma 1 / n = 1$ a la frecuencia de la especie (Airola y Barrett 1985).

Análisis estadísticos

La selección por parte de las aves de: especies leñosas, alturas de alimentación y maniobras de captura se analizó mediante Pruebas de Bondad de Ajuste de Chi-cuadrado. Se evaluó el uso de distintos sustratos por parte de las aves en lugar de la selección de los mismos ya que no se determinó la abundancia de los distintos sustratos (dato necesario para realizar una prueba de bondad de ajuste).

Para evaluar la selección de especies leñosas se consideraron las secuencias con al menos un ataque por parte de las aves; de esta manera se puso a prueba la hipótesis nula de que la distribución de frecuencias de ataques entre las distintas especies de plantas no presenta diferencias con la distribución de frecuencias esperadas obtenidas en función de la cobertura horizontal relativa de las especies leñosas (para el cálculo de cobertura ver Métodos del Capítulo 2).

Para evaluar la selección de alturas de alimentación se puso a prueba la hipótesis nula de que la distribución de frecuencias de ataques entre las distintas alturas de la vegetación no presenta diferencias con la distribución de frecuencias esperadas obtenidas en función del perfil de cobertura vertical de la vegetación (ver Métodos del Capítulo 2). Para el análisis estadístico las categorías de la altura de alimentación se establecieron cada 1 m.

Cabe aclarar que para el análisis de selección de especies de plantas y selección de alturas de alimentación sólo se consideraron los ataques realizados mediante las maniobras de recolección y de revoloteo ya que estas maniobras se realizan directamente sobre el follaje de las plantas, a diferencia de la maniobra de caza al vuelo la cual se realiza en el aire.

Para evaluar la selección de maniobras de captura se calcularon las correspondientes frecuencias esperadas considerando que éstas son uniformes, donde cada una de las tres maniobras posee un tercio de probabilidad de ser utilizada.

En algunas pruebas de bondad de ajuste de Chi-cuadrado se combinaron categorías (de las especies de plantas leñosas o de la altura dependiendo del análisis) para poder alcanzar los valores necesarios de frecuencias esperadas siguiendo las pautas de Roscoe y Byars (1971). Las restricciones que se cumplieron fue que el promedio de todas las celdas de frecuencias esperadas fuera mayor que 4 (cuando las frecuencias esperadas son uniformes, como es el caso de las maniobras de ataque) o 6 (cuando las frecuencias esperadas se desvían de la uniformidad, como es el caso de la cobertura de las distintas especies de plantas) y que ninguna celda tenga una frecuencia esperada menor que 1.

RESULTADOS

Selección de especies de plantas

Durante las temporadas de primavera-verano y en las tres parcelas (los dos algarrobales y el jarillal) las tres especies de aves usaron a *Prosopis flexuosa* como sitio de alimentación con mayor frecuencia que lo esperado según la cobertura de las especies leñosas (Fig. 1). Prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrado para todos los casos $p < 0.001$; *S. griseicapilla*: X^2_5= 269.4, X^2_4= 63.1, X^2_3= 49.1; *P. torquata:* X^2_5= 353.4, X^2_4= 58.0, X^2_4= 374.1; *S. budytoides* (Prim-Ver): X^2_5= 101.9, X^2_4= 42.0, X^2_4= 294.6; *S. budytoides* (Oto-Inv): X^2_5=232.5, X^2_3=42.32, X^2_4=151.74; en Algarrobal 1, Algarrobal 2 y Jarillal respectivamente.

Las especies de plantas más abundantes en cada uno de los dos tipos de ambientes (*Larrea divaricata* en los algarrobales y *L. cuneifolia* en el jarillal) fueron usadas menos de lo esperado (Fig. 1). Todas las otras especies de plantas fueron utilizadas según su disponibilidad.

Durante la época de otoño-invierno, los resultados son similares para *Stigmatura budytoides*, ya que también seleccionó a *P. flexuosa* como sitio de alimentación, salvo en la parcela del Algarrobal 2, en donde se puede observar además selección por la especie leñosa *Geoffroea decorticans* (Fig. 1).

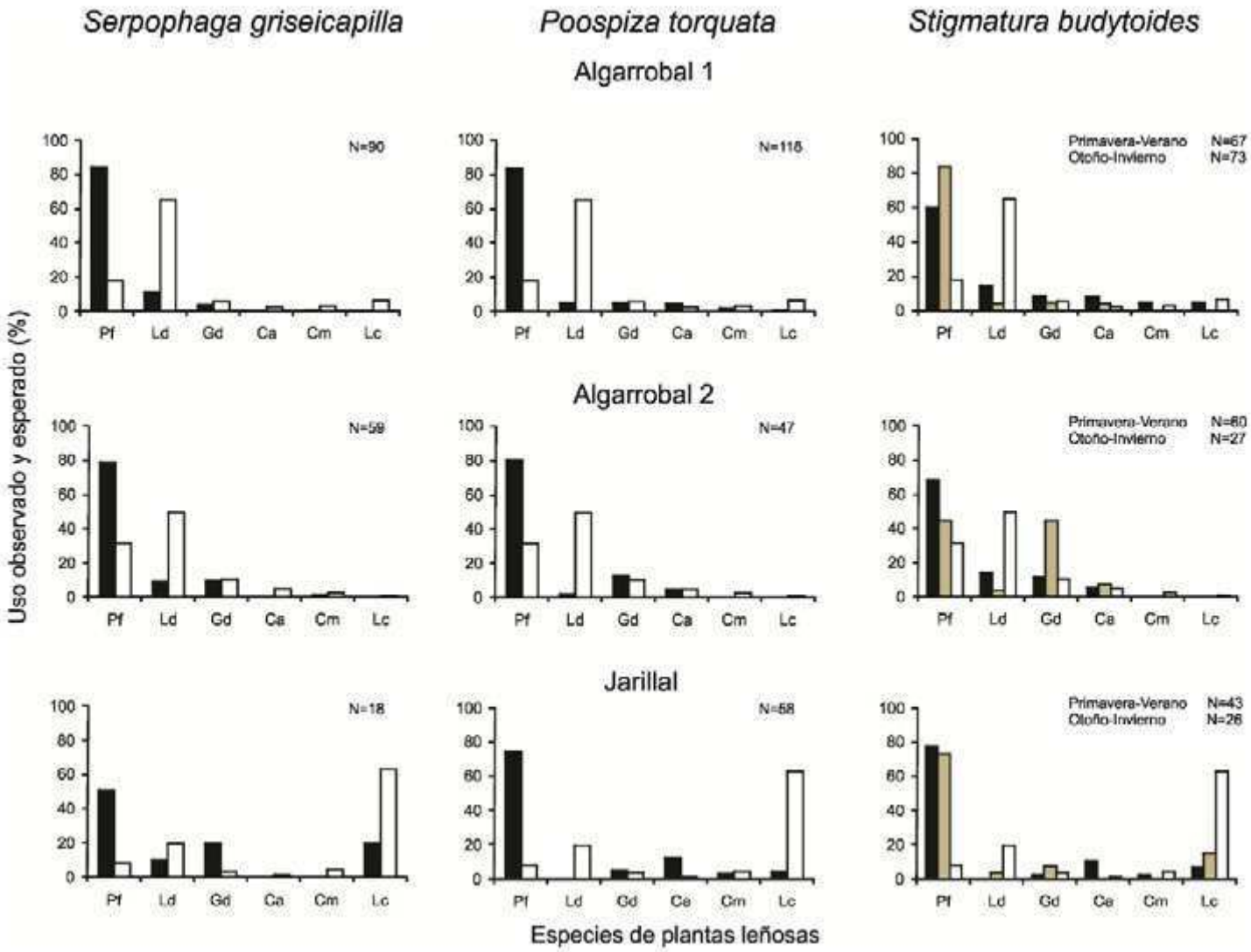


Figura 1. Porcentajes de uso observado (barras negras) de especies de plantas por *S. griseicapilla*, *P. torquata* y *S. budytoides* en relación con los porcentajes esperados (barras blancas) según la cobertura horizontal de las diferentes especies de plantas de las tres parcelas estudiadas. Para *S. budytoides* se presentan los porcentajes de uso en la época de primavera-verano (barras negras) y en la época de otoño-invierno (barras grises). Códigos de las especies leñosas: Pf (*Prosopis flexuosa*); Ld (*Larrea divaricata*); Gd (*Geoffroea decorticans*); Ca (*Capparis atamisquea*); Cm (*Condalia microphylla*) y Lc (*Larrea cuneifolia*).

Uso de sustrato

Durante la estación reproductiva y en los dos tipos de hábitats el patrón general de uso de sustrato para las tres especies de aves es un mayor uso del “follaje” como sustrato donde capturar a sus presas, y en segundo lugar “ramitas” (Fig. 2). También puede observarse un importante uso de otros sustratos dependiendo de la especie de ave, como por ejemplo el uso del sustrato “aire” para *Serpophaga griseicapilla*, especialmente en el Algarrobal 1; y el uso de las “flores” por parte de *Poospiza torquata*.

Para la época no reproductiva, *Stigmatura budytoides* mantuvo el patrón general de uso de sustrato (con mayor uso del follaje y ramitas), pero hubo un importante incremento del uso del “aire” como sustrato para capturar las presas en el Algarrobal 1 y en el Jarillal (Fig.2).

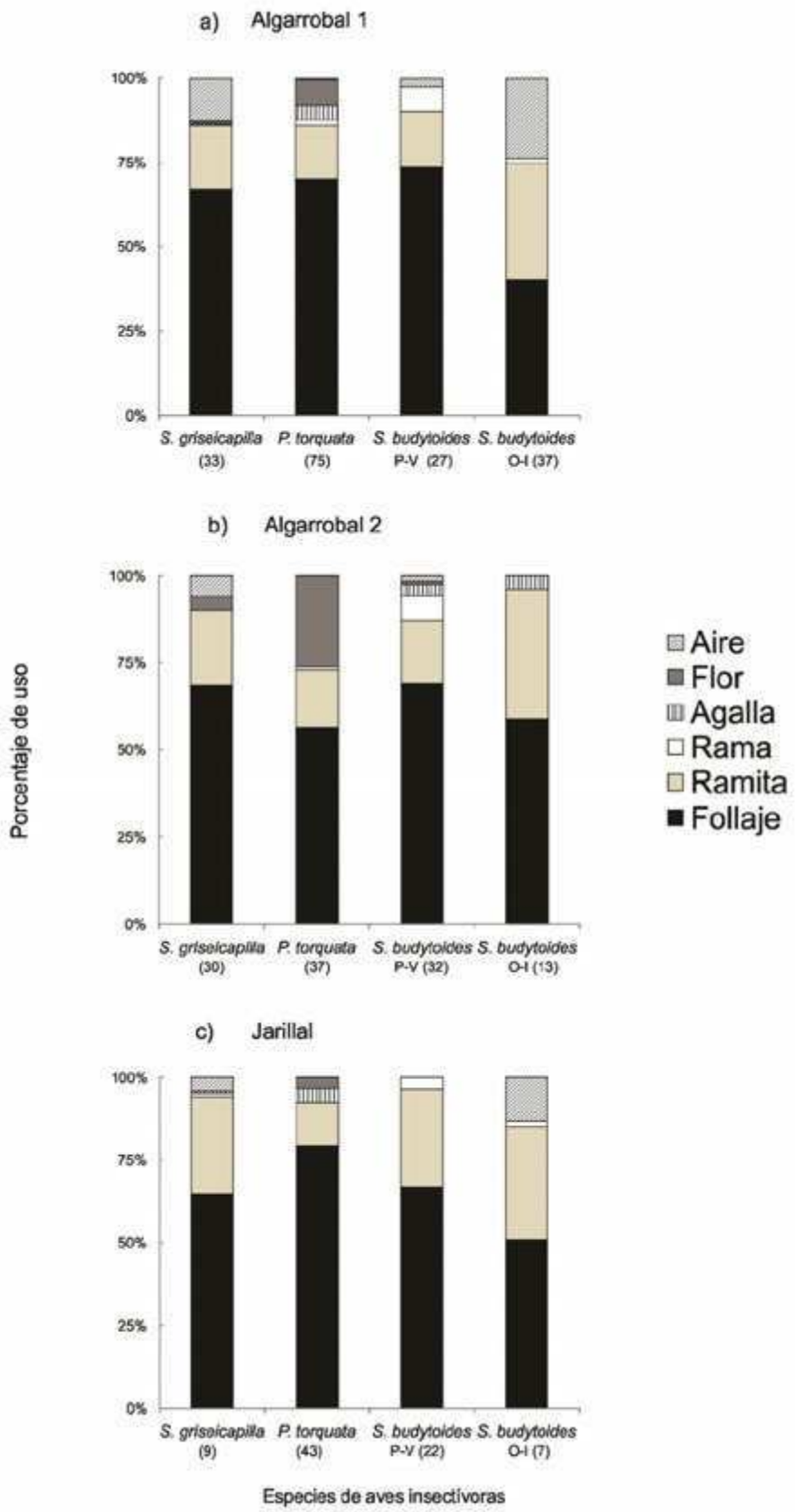


Figura 2. Porcentaje de uso de distintos sustratos para realizar ataques por parte de *Serpophaga griseicapilla*, *Poospiza torquata* y *Stigmatura budytoides* (esta última especie en la época de primavera-verano (P-V) y en la época de otoño-invierno (O-I) en dos tipos de hábitat de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán. Entre paréntesis se encuentra el número de secuencias independientes con ataques observadas sobre los distintos sustratos.

Selección de alturas de alimentación

Para las temporadas de primavera-verano el uso de las distintas categorías de alturas para todas las especies de aves en los dos hábitats fue significativamente diferente del perfil vertical de vegetación disponible (Fig. 3). Prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrado para todos los casos $p < 0.01$; *S. griseicapilla*: X^2_5= 231.6, X^2_3= 62.2, X^2_2= 39.1; *P. torquata:* X^2_5= 189.3, X^2_3= 72.3, X^2_3= 65.2; *S. budytoides* (Prim-Ver): X^2_4= 70.9, X^2_3= 34.0, X^2_3= 62.9; *S. budytoides* (Oto-Inv): X^2_5=212.8, X^2_3=13.3, X^2_2=34.2; en Algarrobal 1, Algarrobal 2 y Jarillal respectivamente.

El mayor porcentaje de uso de alturas por parte de las aves para realizar sus ataques fue entre los 2 a 5 metros, a diferencia de las frecuencias esperadas que fueron mayores en las categorías que van de los 0 a los 2 metros de altura; estos estratos de altura poseen la mayor cobertura de vegetación leñosa para las tres parcelas tal como se describió en el Capítulo 2 (Fig. 3).

En la época de otoño-invierno el patrón de selección de alturas para *Stigmatura budytoides* fue similar al patrón durante las estaciones de primavera-verano, sin embargo se puede observar que en las temporadas invernales tanto en el Algarrobal 1 como en el Jarillal existió un mayor uso de las alturas superiores (4 a 6 m) para los ataques realizados sobre las especies leñosas.

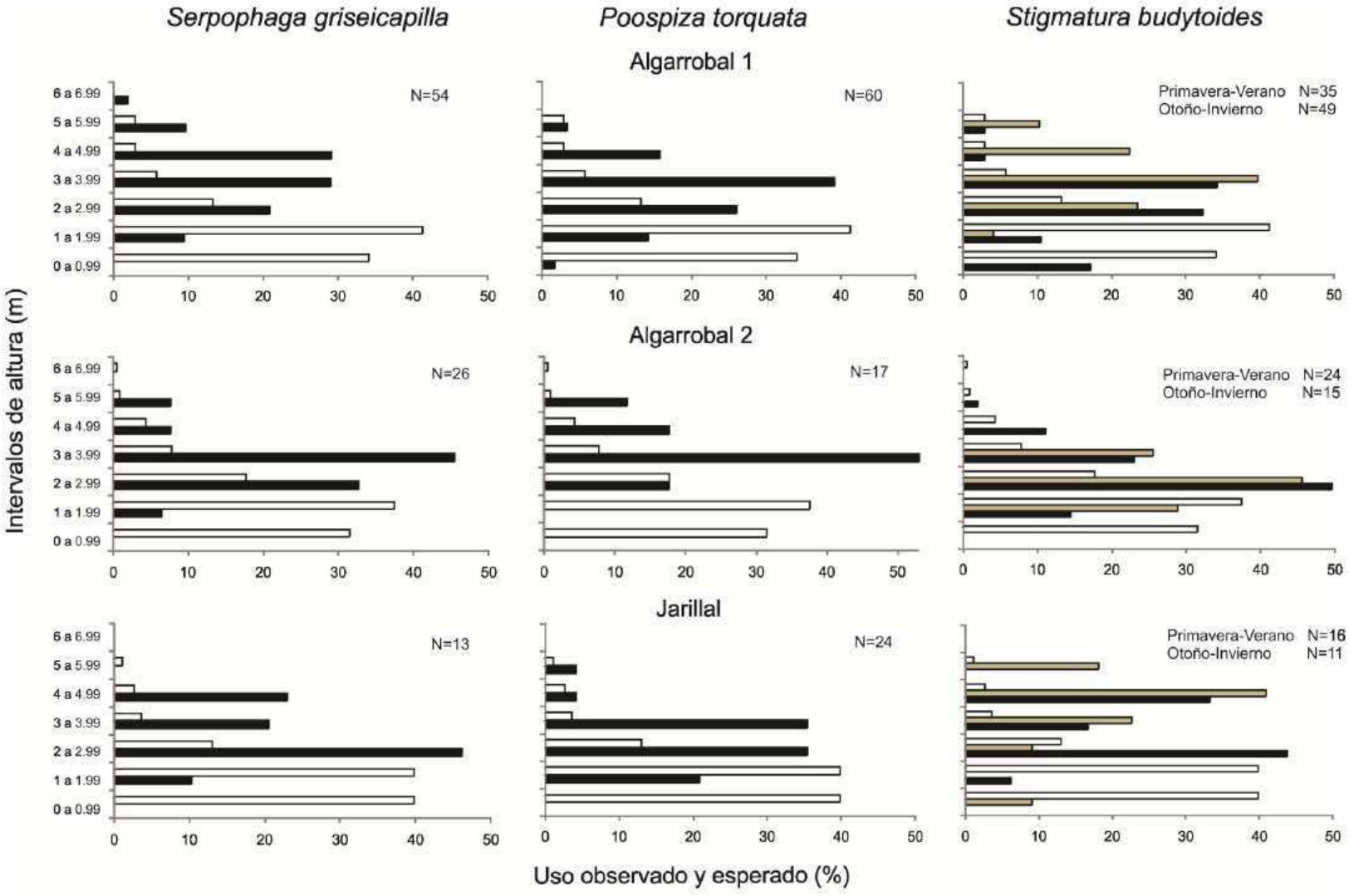


Figura 3. Porcentaje de uso observado (barras negras) de distintos intervalos de altura por parte de *Serpophaga griseicapilla*, *Poospiza torquata* y *Stigmatura budytoides* en relación con los porcentajes esperados (barras blancas) según el perfil de altura de la vegetación en las tres parcelas estudiadas. Para *S. budytoides* se presentan los porcentajes de uso en la época de primavera-verano (barras negras) y en la época de otoño-invierno (barras grises).

Selección de maniobras de ataques

Las aves son selectivas en cuanto a la maniobra de captura a utilizar ya que en todas las pruebas de Bondad de ajuste (excepto una, *S. budytoides* en el Algarrobal 1 en el otoño-invierno) las aves no utilizaron las maniobras de captural al azar. Pruebas de bondad de ajuste de Chi-cuadrado (*g.l.* = 2) para todos los casos $p < 0.0001$ salvo cuando se indica: *S. griseicapilla*: X^2= 75.5, X^2= 28.7, X^2= 15.9; *P. torquata:* X^2= 201, X^2= 92, X^2= 107.9; *S. budytoides* (Prim-Ver): X^2= 37.9, X^2= 50.8, X^2= 27.8; *S. budytoides* (Oto-Inv): X^2=3.6 (p= 0.15), X^2=22, X^2 = 7.2 (p= 0.02); en Algarrobal 1, Algarrobal 2 y Jarillal respectivamente.

Serpophaga griseicapilla utilizó frecuentemente la maniobra “revoloteo”, en segundo lugar la maniobra de “recolección” y por último cerca del 10% de sus ataques fueron realizados a presas en vuelo (“caza al vuelo”) (Fig. 4).

En contraste, *Poospiza torquata* y *Stigmatura budytoides* capturaron sus presas principalmente mediante la maniobra de “recolección”, especialmente *P. torquata*, con más del 95 % de sus ataques realizados usando dicha maniobra. El patrón de selección de maniobras durante la primavera-verano se mantuvo para cada especie de ave en los dos tipos de hábitats (Fig. 4).

En cuanto a las cambios estacionales que ocurren en el uso de maniobras de ataque por parte de *S. budytoides*, se puede observar que en el Algarrobal 1 y en el Jarillal, aumentó la frecuencia de uso de la maniobra “caza al vuelo”, disminuyendo el uso de su principal maniobra (la “recolección”) en la época de otoño-invierno. Como se mencionó anteriormente, durante el invierno en el Algarrobal 1 *S. budytoides* utiliza los tres tipos de maniobras en la misma proporción (Fig. 4 a).

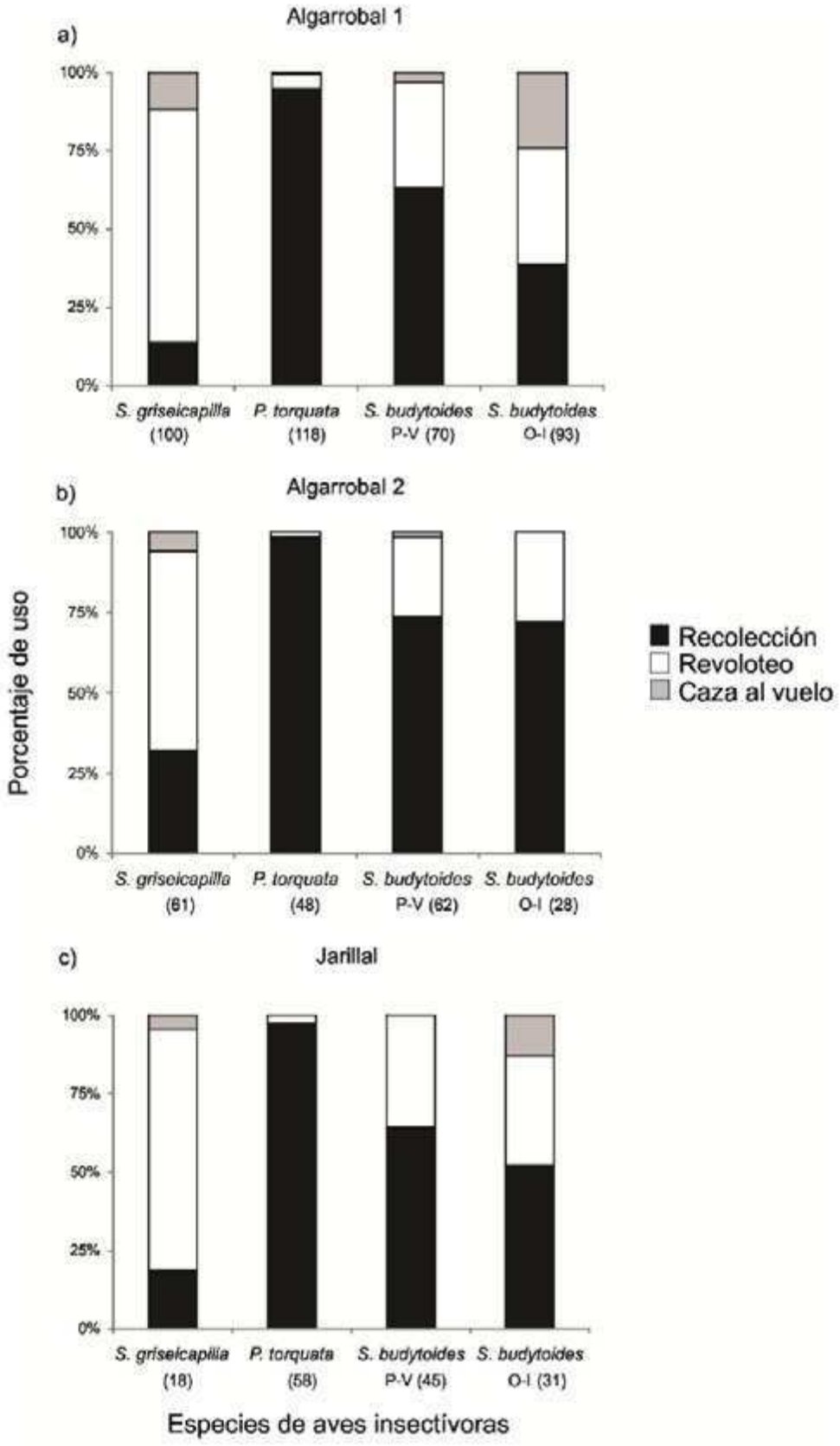


Figura 4. Porcentaje de uso de maniobras de ataque por las tres especies de aves en dos ambientes de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán. Entre paréntesis se encuentra el número de secuencias independientes observadas con ataques. (P-V) = época de primavera-verano, (O-I) = época de otoño-invierno.

DISCUSIÓN

En este capítulo se estudiaron dos aspectos del comportamiento de alimentación de tres especies de aves insectívoras: la selección del sitio de alimentación (especie de planta, sustrato y altura) y la maniobra de ataque utilizada para la captura de presas. Estos aspectos se evaluaron con la mirada puesta en la dinámica espacial y estacional.

Selección del sitio de alimentación y selección de maniobras durante las estaciones de primavera-verano

Durante las estaciones estivales, las tres especies de aves estudiadas en los dos hábitats de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán capturaron sus presas principalmente sobre el follaje de árboles y arbustos. Las aves seleccionaron las mayores alturas (2 a 5 m dentro de la copa de árboles y arbustos) para realizar sus ataques, tanto en los algarrobales como en el ambiente de jarillal, a pesar de que en estos dos hábitats el follaje se concentra en los estratos que van de 1 a 3 m (principalmente de arbustos).

Las tres especies de aves mostraron un fuerte patrón de selección por *Prosopis flexuosa* como sitio de alimentación en los dos tipos de hábitats estudiados, aún en el Jarillal, donde *P. flexuosa* posee sólo un 6% de cobertura comparado con el 12-24 % de cobertura en las parcelas de los algarrobales. Además las aves usaron menos de lo esperado a las especies leñosas más abundantes: *L. divaricata* en los algarrobales y *L. cuneifolia* en el jarillal. Estudios previos también encontraron un importante uso de *P. flexuosa* como sitio de alimentación por aves insectívoras en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán (Lopez de Casenave et al. 2008) y otros sitios dentro del desierto del Monte (Blendinger 2005).

En cuanto al uso de las maniobras de captura las aves mostraron diferencias interespecíficas en sus patrones de uso. Los distintos tipos de maniobras con las cuales las aves pueden capturar a sus presas están determinadas principalmente por la morfología del ave, la cual les otorga a las distintas especies la habilidad para realizar un determinado tipo de maniobras y las limita para realizar otras (Fitzpatrick 1985, Moermond 1990, Forstmeier y Keßler 2001,

Mansor and Mohd Sah 2012). La especie con menor variedad de maniobras utilizadas fue *Poospiza torquata*, siendo casi exclusivamente una especie recolectora. *Serpophaga griseicapilla* y *Stigmatura budytoides* son especies que poseen un espectro más amplio en las maniobras utilizadas. *Serpophaga griseicapilla* utiliza principalmente el revoloteo (71 % de las veces), pudiendo capturar también a sus presas mediante el uso de la recolección (21.5 %) y caza al vuelo (7.5 %, este último porcentaje refleja además el uso del sustrato "aire" de esta especie). *Stigmatura budytoides* es principalmente una especie recolectora (utilizando la recolección en un 67 %) pero utiliza también la maniobra de revoloteo (31.5 %) y en menor medida la técnica de caza al vuelo (1.5%).

Las aves pueden modificar su comportamiento de alimentación entre distintos hábitats con diferente estructura de la vegetación (Petit et al. 1990, Block 1990). Sin embargo, en este estudio, las aves no mostraron diferencias para las variables del comportamiento medidas a pesar de las diferencias estructurales del ambiente de jarillal y algarrobal. Esto puede deberse al fuerte patrón de selección de *Prosopis flexuosa* por las aves en ambos ambientes. Un ave que selecciona un individuo de *P. flexuosa* para buscar su alimento se encuentra con individuos leñosos que estructuralmente (altura, arquitectura de follaje) son similares tanto en un jarillal como en un algarrobal; además de que no se encontraron diferencias en la biomasa de artrópodos presentes en el follaje de los algarrobos según el ambiente (Capítulo 2). Por lo tanto en las variables del comportamiento de las aves relacionadas con el sitio de alimentación (uso de alturas, uso de sustratos) no se encontrarían diferencias. El uso de distintas maniobras para capturar a sus presas tampoco varió entre los dos tipos de hábitats.

Variaciones estacionales del comportamiento de alimentación de *Stigmatura budytoides*

Algunos aspectos del comportamiento de alimentación de los individuos de la especie *S. budytoides* se mantuvieron sin variaciones estacionales y otros aspectos sufrieron cambios En primer lugar el fuerte patrón de selección de

Prosopis flexuosa como sitio de alimentación de las aves se mantuvo a pesar de la pérdida de casi la totalidad de su follaje durante el otoño y el invierno. Sin embargo en cuanto al uso de maniobras de captura se encontraron diferencias estacionales: durante las estaciones de otoño e invierno, los individuos de *S. budytoides* tuvieron un mayor porcentaje de uso de maniobras aéreas, como la caza al vuelo, comparado con el porcentaje utilizado en las estaciones de primavera-verano. Relacionado con estos cambios, los individuos de *S. budytoides* también utilizaron con mayor frecuencia el sustrato "aire" y disminuyeron los ataques al "follaje" en las estaciones invernales. Lopez de Casenave et al. (2008) también registraron para *S. budytoides* un mayor uso de maniobras aéreas durante las estaciones de otoño-invierno en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán; lo mismo que Blendinger (2005) en Telteca, también en el desierto del Monte.

Los cambios estacionales en el comportamiento de alimentación de *S. budytoides* podrían ser explicados debido a la dinámica estacional encontrada en las comunidades de artrópodos de follaje en las plantas leñosas de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán. En el Capítulo 2 de esta tesis se informó que durante las estaciones de primavera-verano la mayoría de las especies leñosas poseen una mayor biomasa, abundancia y diversidad de artrópodos en el follaje comparado con lo encontrado durante los otoños e inviernos. Sin embargo, en algunos muestreos y en algunas especies leñosas no se encontraron diferencias en cuanto a la cantidad de recursos alimenticios y en algunas especies incluso se encontró el patrón contrario a la mayoría (i.e. mayor biomasa y/o abundancia durante algunos otoños-inviernos). Esto se debió principalmente al incremento en la abundancia de individuos de la familia Psyllidae (Homoptera) que suelen ser abundantes en las estaciones de otoño-invierno (Debandi 1999, Capítulo 2 de esta tesis). Particularmente en los algarrobos (especie seleccionada como sitio de alimentación) la fauna de artrópodos presente se modificó debido a la pérdida de follaje de esta especie durante los otoños e inviernos, con disminución de artrópodos asociados al follaje y aumento de insectos voladores (especialmente de la familia Psyllidae).

Esta dinámica de la abundancia de artrópodos presa podría explicar los cambios en las técnicas utilizadas por las aves, es decir que los individuos de *Stigmatura budytoides* fueron flexibles en el uso de sus maniobras de captura

comportándose de manera oportunista: en verano y primavera utilizaron más la recolección y el revoloteo, maniobras adecuadas para las presas que fueron abundantes sobre el follaje de las plantas; y en otoño-invierno utilizaron además maniobras aéreas como la caza al vuelo, maniobra que es mucho más adecuada para la captura de individuos de la abundante familia Psyllidae, los cuales vuelan en gran cantidad cerca de las plantas. En lavados estomacales de *Stigmatura budytoides* se determinó que esta familia de homópteros formaba parte importante de la dieta de esta especie (Guera Navarro C., datos no publicados) y en otras especies de aves insectívoras de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán (Valverde Alejandra, comunicación personal).

Se considera que las maniobras aéreas (e.g. revoloteo, caza al vuelo) son más costosas energéticamente requiriendo mayor agilidad para realizarlas que las maniobras no aéreas (e.g. maniobra de recolección) (Remsen y Robinson 1990). Varios trabajos sobre el comportamiento de alimentación de aves han reflejado también un mayor uso de maniobras más costosas energéticamente durante las épocas de menor abundancia de recursos, indicando la necesidad de capturar presas que no habían sido consideradas por las aves durante la estación favorable (de Mendoza et al. 2004, Chouteau y Fenosoa 2008, Ghosh et al. 2011). El uso de maniobras aéreas, a pesar que se consideren más costosas energéticamente, puede incrementar la captura por unidad de tiempo o incrementar el rango de tipos de presas accesibles (e.g. presas voladoras) (Dobbs y Martin 1998) que con otro tipo de maniobras son difíciles de acceder.

Algo similar a lo encontrado en *Stigmatura budytoides* reportaron Lovette y Holmes (1995) para una especie de ave migradora, cuyos individuos realizaron un mayor uso de maniobras aéreas para capturar presas pequeñas voladoras durante el invierno, y en verano utilizaron maniobras que son más aptas para presas grandes, posiblemente más ricas energéticamente, como las larvas de lepidópteros.

Sin embargo no se deben descartar otras explicaciones frente a las modificaciones en el uso de las distintas maniobras, como por ejemplo: un cambio de maniobras debido a la termorregulación (e.g. uso de maniobras aéreas para incrementar el calor corporal, Martir y Karr 1990). El metabolismo del vuelo es poco eficiente, perdiéndose un 75 % de la energía como calor (Calder y King 1974), el cual queda disponible para la termorregulación. Durante

las estaciones frías, en las cuales los costos de regular la temperatura son altos, realizar maniobras aéreas (como revoloteos y caza al vuelo) podría ser una manera de incrementar el calor para las aves debido a los movimientos de vuelo (Martir y Karr 1990). Otra explicación estaría asociada a evitar la competencia con otros congéneres; por ejemplo Ghosh et al. 2011 encontró que al declinar los recursos alimenticios finalizando el invierno, las especies de aves estudiadas se vieron obligadas a segregar a lo largo de los distintos estratos de altura para buscar alimento evitando la competencia. Sin embargo ésta última explicación sería poco probable ya que durante las estaciones de otoño-invierno en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán disminuye la cantidad de especies de aves insectívoras ya que varias de ellas migran y otras cambian de gremios de alimentación (Lopez de Casenave 2001).

Cabe considerar que dentro de la familia Tyrannidae, *Stigmatura budytoides* es la única especie de las presentes en el desierto del Monte central que no es exclusivamente cazadora al vuelo durante la época de primavera-verano (Blendinger 2005), utilizando un espectro más amplio de maniobras comparado con los otros integrantes de la familia. Esta amplitud en las maniobras utilizadas puede ser aprovechada por *S. budytoides* para cambiar estacionalmente el uso de las mismas según los recursos más abundantes en cada estación del año; ya que el uso de diferentes maniobras es lo que permite la adquisición de diferentes tipos de presas (Böhm y Kalko 2009). Además, este mayor espectro de maniobras utilizadas podría permitirle a *S. budytoides* permanecer como residente en Ñacuñán a diferencia del resto de las especies de la familia Tyrannidae que son migradoras y abandonan el área de estudio en la temporada de otoño-invierno.

Selección de especies leñosas como sitio de alimentación

Holmes y Robinson (1981) encontraron que las especies de aves recolectoras poseen un fuerte patrón de selección por las especies de plantas leñosas y son más influenciadas por la arquitectura del follaje que las especies de aves revoloteadoras. Bajo este escenario, un follaje denso y agrupado podría ser seleccionado por las aves recolectoras, debido a que facilita el uso de la maniobra de recolección; mientras que un follaje abierto y poco denso, como el

de *P. flexuosa*, podría ser menos apropiado para desplegar este tipo de maniobras. Sin embargo en este estudio no se encontró que las aves insectívoras recolectoras (*P. torquata* y *S. budytoides*) usaran la vegetación acorde con la hipótesis de facilitación del follaje; en vez de ello estas especies seleccionaron el follaje abierto de *P. flexuosa* para buscar su alimento. En cuanto a las especies revoloteadoras, este tipo de aves podrían alimentarse eficientemente tanto en especies de plantas con largos pecíolos y follaje disperso como en especies de plantas con un follaje agrupado y hojas de cortos pecíolos, y de esta manera ser menos afectados por las diferencias en la arquitectura del follaje (Holmes y Robinson 1981).

El otro factor que podría explicar la selección por parte de las aves es la abundancia de presas en las distintas especies leñosas (Holmes y Robinson 1981, Holmes y Schultz 1988, Hino et al. 2002). En este trabajo se encontró que la variable más importante para diferenciar las especies de plantas en términos de disponibilidad de artrópodos fue la biomasa por planta individual y la diversidad de órdenes y familias de artrópodos; estas variables diferenciaron a *P. flexuosa* de las otras especies de plantas debido al mayor volumen de su copa. El tamaño de cada algarrobo es un factor clave en determinar la selección por parte de las aves ya que las tres especies de aves insectívoras estudiadas podrían maximizar su eficiencia de búsqueda al seleccionar esta especie, dado que los individuos de *P. flexuosa* conforman parches con mayor abundancia y biomasa de presas (en varios órdenes de magnitud).

El tamaño de un árbol puede ser un factor importante en la selección del sitio de alimentación por parte de las aves insectívoras (Böhm y Kalko 2009). Los árboles altos con troncos gruesos, corteza estructurada y grandes volúmenes de copa albergan más artrópodos que los árboles más pequeños al poseer más microhábitats para los mismos (Lehmann 2004 citado en Böhm y Kalko 2009); debido a esto los árboles con mayor volumen reciben más visitas de aves insectívoras buscando alimento que otros árboles más pequeños (Böhm y Kalko 2009).

Otro factor para considerar es el contenido nutricional y los compuestos secundarios en el follaje de las plantas, los cuales pueden afectar la riqueza, abundancia y palatabilidad de los artrópodos presentes en el follaje y determinar indirectamente la selección de las especies leñosas por parte de las aves

insectívoras (Recher et al. 1996, Greenberg y Bichier 2005). Al igual que lo encontrado en el Capítulo 2 de este trabajo, Debandi (1999) encontró que la diversidad de artrópodos en *Larrea* sp. fue baja comparada con otras especies de plantas en el desierto del Monte central, probablemente debido a la gran cantidad de resina fenólica de su follaje (Rhoades 1977), para la cual muy pocos artrópodos son tolerantes (Chapman et al. 1988). Esta calidad química del follaje podría explicar el patrón de evitación de *Larrea* sp. por parte de las aves. Contrariamente, *P. flexuosa* en este estudio tuvo la mayor diversidad en términos de órdenes y familias de artrópodos y probablemente su follaje sea más palatable para los insectos herbívoros (como el follaje de *Prosopis juliflora* en desiertos de América del Norte, Barth 1975, Maurer 1985). Sin embargo información detallada acerca de la dieta de las aves es necesaria para confirmar si la presencia de ciertos artrópodos es un factor importante para la selección de sitios de alimentación por las aves.

En este estudio se pudo observar que los sitios de alimentación para las aves insectívoras estudiadas son principalmente provistos por el dosel de *P. flexuosa*; esto mismo fue observado en Telteca, otro sitio del desierto del Monte. Si bien se ha encontrado que las aves insectívoras están asociadas a una mayor complejidad estructural del hábitat (Marone 1991) que aporta diversidad de sitios de alimentación y sustratos a la aves, muchos recursos estarían asociados a una única especie de árbol (*P. flexuosa*), la cual parece ser tan importante para las aves que se alimentan en su follaje como la complejidad fisionómica del hábitat (Blendinger 2005).

Los datos obtenidos en el presente trabajo acerca de la importancia de cada planta individual de *P. flexuosa*, debido a que constituye un parche con abundante alimento y con una mayor diversidad de artrópodos, proveen importante información acerca de cómo las aves, tanto las residentes como las migradoras, usan su hábitat y cuales factores podrían estar influyendo sobre los patrones de selección de las aves insectívoras del desierto del Monte.

CAPÍTULO 4

VARIACIONES INTERANUALES EN EL COMPORTAMIENTO DE BÚSQUEDA Y ATAQUE DE PRESAS DE AVES INSECTÍVORAS DEL DESIERTO DEL MONTE

CAPÍTULO 4

VARIACIONES INTERANUALES EN EL COMPORTAMIENTO DE BÚSQUEDA Y ATAQUE DE PRESAS DE AVES INSECTÍVORAS DEL DESIERTO DEL MONTE

INTRODUCCIÓN

El comportamiento de búsqueda de alimento incluye los movimientos que implican un cambio de posición de las aves y que éstas usan para localizar su alimento (Robinson y Holmes 1982). De esta manera la "búsqueda" comienza con todos los movimientos realizados previamente a la localización del alimento o sustratos que lo ocultan y finaliza una vez que es ubicado y comenzado el ataque (Remsen y Robinson 1990). Este tipo de movimientos excluyen a los que el ave realiza para atrapar a sus presas, los cuales forman parte de las maniobras de ataque. Estos movimientos están representados en la "velocidad de búsqueda" (i.e., el número de movimientos totales del ave por unidad de tiempo), variable que refleja la intensidad del esfuerzo de búsqueda de alimento por parte de las aves (Robinson y Holmes 1982, Dobbs et al. 2007), pero que ha recibido poca atención en la literatura (Lyons 2005).

Los movimientos que un ave realiza en plena búsqueda pueden clasificarse en distintas categorías, como por ejemplo: saltos, corridas, trepadas (utilizando la cola o no), deslizamiento, aleteo y vuelo (Remsen y Robinson 1990). En los estudios del comportamiento de búsqueda comúnmente se analizan las tasas de cada uno de estos movimientos entre perchas (i.e., ramas o sustratos que el ave utiliza para agarrarse) y el intervalo de tiempo entre movimientos (Robinson y Holmes 1982, Holmes y Recher 1986, Lyons 2005, Chen et al. 2011, Oyugi et al. 2012). Estas variables reflejan en qué magnitud una

determinada área es explorada, de qué manera y cuánto se mueve un ave de percha en percha en su búsqueda de presas (Robinson y Holmes 1982).
Considerando las diferencias entre los distintos tipos de movimientos, se ha sugerido que los saltos reflejan movimientos *dentro* de un parche de alimentación y los vuelos reflejan movimientos *entre* los parches (Oyugi et al. 2012). Además, distintos tipos de saltos podrían implicar diferentes áreas exploradas, por ejemplo los saltos en la misma percha (i.e., en la misma rama donde se encontraba el ave) implica una menor área explorada que un salto en el que el ave cambia de percha.

En cuanto al componente de *ataque* a las presas se lo considera como la secuencia que va desde el momento en que el ítem alimenticio es visualizado por el ave hasta que se realiza el intento de captura mediante alguna maniobra o movimiento determinado (Remsen y Robinson 1990). Las maniobras de ataque están determinadas principalmente por la morfología del ave, pero también pueden intervenir factores extrínsecos al ave como por ejemplo cambios en la disponibilidad de distintos tipos de presa (Martin y Karr 1990, Böhm y Kalko 2009).

En la literatura se ha encontrado una asociación entre las tasas y distancias de los movimientos de búsqueda con las distancias y tasas de las maniobras de ataque (Eckardt 1979, Fitzpatrick 1981, Robinson y Holmes 1982, Holmes y Robinson 1988). Estos dos aspectos del comportamiento de alimentación de las aves son parte de lo que se denominan síndromes o modos de alimentación (Eckhardt 1979), para los cuales existen categorías que forman un continuo que va desde un modo o síndrome pasivo a un modo de alimentación activo (Eckhardt 1979). Distintos modos de alimentación o síndromes adaptativos han sido identificados en aves insectívoras del Nuevo Mundo; por ejemplo las aves de modos pasivos o de “perchas abiertas” realizan pocos movimientos de búsqueda, en su mayoría largos vuelos y atacan a sus presas realizando maniobras aéreas (e.g. las aves que realizan caza al vuelo); otros modos representan a las aves que poseen un modo de búsqueda de mediana distancia, las cuales realizan turnos de saltos separados por frecuentes vuelos de media distancia y atrapando a sus presas con maniobras aéreas o mediante

maniobras de recolección; y en el otro extremo se pueden encontrar aves con un síndrome manipulativo, las cuales realizan cortos períodos de movimientos y largos períodos durante los cuales deben manipular el sustrato en el cual se encuentran sus presas (Remsen y Robinson 1990).

El comportamiento de alimentación de las aves puede sufrir cambios estacionales (ver Capítulo 3), pero además también son esperables variaciones interanuales en respuesta a modificaciones en la abundancia de recursos alimenticios y cambios en las condiciones ambientales (Szaro et al. 1990, Bell y Ford 1990). Se han observado cambios interanuales en variables del comportamiento como en el sitio de alimentación (especies de plantas y sustratos) (Wagner 1981, Hejl et al. 1990, Miles 1990, Szaro et al. 1990, Unno 2002) y en el uso de distintas maniobras de ataque (Ford et al.1990, Szaro et al. 1990). Esta capacidad de las aves de responder ante cambios del recurso alimenticio o a la presencia de nuevos recursos es determinada por la flexibilidad ecológica de los individuos (Greenberg 1990).

También puede considerarse una plasticidad motora (Klopfer 1967) la cual considera una flexibilidad en el uso de los distintos movimientos de búsqueda. En relación a esto, Oyugi et al. (2012) proponen que las tasas de movimientos se van adecuando a la disponibilidad de presas siguiendo las predicciones de la teoría de alimentación óptima (Stephens y Krebs 1986, Ydenberg et al. 2007), ya que las aves pueden cambiar las tasas de saltos y de vuelos en ambientes con distinta disponibilidad de presas. Algo similar puede ocurrir con las decisiones de las aves sobre qué maniobra de captura utilizar y de esta manera al poseer alternativas en sus maniobras podrían cambiar sus modos de alimentación en respuesta a cambios en la disponibilidad de presas o en las condiciones ambientales en función de maximizar la energía incorporada (Schmidt 1998, Kuwae et al. 2010).

OBJETIVO

El objetivo general de este capítulo es determinar si existen variaciones interanuales en cuanto a los movimientos de búsqueda y uso de maniobras en *Prosopis flexuosa* (la principal especie leñosa seleccionada como sitio de alimentación, ver Capítulo 3) para tres especies de aves insectívoras, y evaluar

dichos cambios comportamentales en función de la variación interanual en la disponibilidad de los recursos alimenticios. A partir de estos objetivos se pretende responder las siguientes preguntas:

1) ¿Las aves insectívoras del desierto del Monte central presentan variaciones interanuales en sus movimientos de búsqueda de alimento?

2) ¿Las aves insectívoras presentan variaciones interanuales en sus maniobras de ataque?

3) ¿Existen modificaciones interanuales en la abundancia y tipos de presas presentes sobre el follaje de *P. flexuosa*?

4) ¿Las posibles variaciones en el comportamiento de alimentación están relacionadas con las variaciones en la abundancia de presas?

MÉTODOS

Comportamiento de alimentación de las aves

El comportamiento de alimentación se registró, mediante el uso de binoculares, para tres especies de aves insectívoras: *Serpophaga griseicapilla*, *Poospiza torquata* y *Stigmatura budytoides*, en las primaveras y veranos durante tres años (para más detalles ver Capítulo 2), en tres parcelas de 10 hectáreas cada una (dos Algarrobales y un Jarillal).

Durante cada período de muestreo, se recorrió sistemáticamente cada una de las tres parcelas desde el amanecer hasta el mediodía y durante las primeras horas de la tarde hasta el atardecer. En el Capítulo 3 se expone con más detalles el diseño del muestreo y las restricciones que se establecieron para considerar que las observaciones fueran independientes.

Cada vez que se observó un ave buscando alimento, se registró su comportamiento durante el mayor tiempo posible. Se registraron los datos de los individuos que estaban involucrados en actividades de búsqueda de alimento, sin considerar a los que estaban reposando, cantando o realizando alguna otra actividad que pudiera afectar a las tasas de alimentación (Robinson y Holmes 1982). Si un individuo realizaba alguna de estas otras actividades dentro de una secuencia de alimentación se registró el inicio y finalización de dicha actividad (e.g., canto en medio de la secuencia de alimentación) para

luego restar ese tiempo a la secuencia final. Las observaciones se registraron en un grabador digital y se consideraron las siguientes variables: especie de ave, maniobra de ataque a las presas y movimientos de búsqueda dentro del follaje de un individuo de *Prosopis flexuosa*.

Los movimientos de búsqueda fueron categorizados (a partir de modificaciones en Remsen y Robinson 1990) en: (1) *salto*: movimiento dentro de la misma rama (percha) mediante un salto sin utilizar sus alas, (2) *cambio de percha por salto*: movimiento de una rama a otra mediante un salto, sin utilizar las alas, (3) *cambio de percha por vuelo*: movimiento de una rama a otra mediante un vuelo. Las categorías para las maniobras de ataque fueron: recolección, revoloteo y caza al vuelo (descriptas en el Capítulo 3).

Tratamiento de los datos del comportamiento de alimentación

Los datos registrados en la grabadora digital se desgrabaron y se transcribieron a planillas; mediante el uso de un cronómetro se determinó el tiempo que duró cada secuencia de comportamiento observada.

Las variables se definieron como: *tasa de saltos, tasa de cambio de perchas por salto*, *tasa de cambio de percha por vuelo* y *velocidad de búsqueda* (tasa de movimientos totales), considerando el número de un tipo determinado de movimiento por minuto Dichas tasas se calcularon para cada secuencia de observación de cada individuo. Si el mismo individuo fue observado más de una vez durante el mismo día de muestreo o en más de un algarrobo, las tasas de movimientos fueron promediadas para obtener un único dato correspondiente a ese día de muestreo.

Las especies de aves estudiadas son pequeñas y se mueven muy rápido entre la vegetación (por lo que es difícil obtener secuencias de alimentación de más de 30 segundos) y en pocas ocasiones se puede seguir al individuo desde que arriba hasta que abandona un algarrobo. Debido a estos inconvenientes las secuencias registradas se clasificaron en:

a) *secuencias completas*: secuencias de alimentación que comenzaron con la llegada de un ave a un algarrobo para alimentarse hasta que el individuo lo abandonó.
b) *secuencias incompletas*: secuencias de alimentación donde no se pudo observar la llegada y/o la partida del ave.

Para la estimación de las tasas de movimientos y el análisis de datos se consideraron las *secuencias completas* de alimentación y algunas de las *secuencias incompletas*. Para que una *secuencia incompleta* fuese incorporada en el análisis se decidió utilizar un "tiempo mínimo" como criterio para tenerla en cuenta. Este "tiempo mínimo" se estimó para cada especie de ave como el promedio del tiempo de duración de todas las *secuencias completas*. Este criterio resultó ser conservativo comparado con otros trabajos en donde se consideran secuencias de alimentación con tiempos mínimos de 10, 20 o 30 segundos (Chen et al. 2011, Robinson y Holmes 1982, y Holmes y Recher 1986, respectivamente). Además, elegir un tiempo mínimo distinto para cada especie como criterio para definir qué secuencias utilizar contempla diferencias en el comportamiento de distintas especies; por ejemplo Salewski et al. (2003) eligieron un tiempo mínimo de duración de secuencias para una especie recolectora y otro distinto para una especie que caza al vuelo.

Para determinar las frecuencias de uso de maniobras de ataque se utilizó la metodología de Airola y Barrett (1985), debido a que los datos a analizar son observaciones secuenciales, donde un ataque realizado por un individuo no es independiente del siguiente ataque (ver Capítulo 3, Maniobras de ataque).

Los datos del comportamiento de alimentación obtenidos en las tres parcelas fueron agrupados ya que no se observaron diferencias en las variables del comportamiento de alimentación de las aves según el ambiente en cual se realizó el muestreo. Por otro lado, como se observó en el Capítulo 3 los patrones del comportamiento son similares entre el algarrobal y jarillal.

Análisis de los datos de comportamiento de alimentación

Velocidad de búsqueda y Movimientos de búsqueda

La *velocidad de búsqueda* se calculó como la suma de los tres tipos de movimientos de búsqueda (saltos en la rama, cambios de percha por salto y cambios de percha por vuelo) por minuto para cada individuo. La variación interanual en la *velocidad de búsqueda* se analizó mediante un ANOVA de dos factores (factores: especie de ave y año). Los datos se transformaron usando la transformación de la raíz cuadrada de los datos ($x' = \sqrt{(x + 0.5)}$) (Zar 1996) para cumplir con el supuesto de homogeneidad de varianza entre las variables.

En cuanto a las variaciones interanuales de las tasas de los distintos *movimientos de búsqueda* de las aves se analizaron a través de un análisis multivariado de la varianza (MANOVA). En este análisis las tasas de movimientos de búsqueda fueron las variables medidas sobre cada unidad experimental (cada individuo de ave) y el tratamiento corresponde al año (las tres estaciones de primavera-verano). Las tasas de movimientos incluidas en este análisis fueron: *tasa de saltos, tasa de cambios de percha por salto* y *tasa de cambios de percha por vuelo*. La variable *velocidad de búsqueda* se analizó por separado debido a que es una variable compuesta por las usadas para el MANOVA.

En los casos en que el MANOVA resultó significativo se siguió la recomendación de realizar un Análisis Discriminante (Johnson y Field 1993) para evaluar el efecto de las variables individuales, es decir qué variable fue la que aportó a las diferencias entre los años de muestreo. Se utilizó la transformación de la raíz cuadrada de los datos ($x' = \sqrt{(x + 0.5)}$) (Zar 1996) para cumplir con el supuesto de homogeneidad de varianza de cada variable. Se usó la prueba de Barlett para evaluar la hipótesis de homogeneidad de matrices de covarianza (Morrison 1976).

Maniobras de ataque

Para cada especie de ave se realizó una prueba de independencia para evaluar si la frecuencia de utilización de las distintas maniobras de ataque es independiente del año. Para cada prueba de independencia se corroboró que se cumpliera con el requisito de que el promedio de las frecuencias esperadas sea mayor a 10 para trabajar con un error de tipo I igual a 0.01 (Zar 1996). Para evaluar el grado de dependencia de las maniobras con los años se utilizó el estadístico Chi cuadrado de Pearson. Además, para analizar la naturaleza de las asociaciones entre el uso de las maniobras y los años se calcularon los residuos estandarizados de Pearson, los cuales aportan información sobre la fuerza de la asociación (Agresti 2002). Se siguió el criterio de que si un residuo estandarizado de Pearson excede un valor absoluto de 2 indica una falta de ajuste a la hipótesis nula de independencia en dicha celda (Agresti 2002).

Abundancia y biomasa de artrópodos en el follaje *Prosopis flexuosa*

El muestreo de artrópodos corresponde al muestreo explicado en el Capítulo 2. En el presente capítulo el análisis de los datos se realizó para evaluar las variaciones interanuales en la abundancia y biomasa de los artrópodos colectados en el follaje de *Prosopis flexuosa* en los dos tipos de hábitats estudiados.

Los muestreos fueron realizados simultáneamente con las observaciones de comportamiento de alimentación de las aves durante la primavera y verano, entre las 10:30 hs y las 13:30 hs. Para el Algarrobal se realizaron muestreos durante tres estaciones de primavera-verano (año 1, año 2 y año 3), mientras que en el Jarillal los muestreos fueron realizados durante dos estaciones (año 2 y año 3). Se utilizó el método de recolección de ramas (*branch clipping*), los detalles del muestreo se encuentran en el Capítulo 2.

Los artrópodos colectados fueron cuantificados e identificados a nivel de Orden o Familia, a los cuales se les midió el largo de cuerpo con el micrómetro de una lupa binocular. A partir de estos conteos y de la estimación del volumen de cada rama colectada se obtuvo la abundancia de artrópodos por volumen de rama. Para obtener la biomasa por volumen de rama se utilizaron las ecuaciones derivadas de los análisis de regresión entre la masa y la longitud del cuerpo de los individuos colectados ya descriptas en el ver Capítulo 2.

Análisis de los datos de artrópodos

Los datos de abundancia y biomasa de artrópodos para los dos ambientes se agruparon al no haberse encontrado diferencias entre Algarrobal y Jarillal (Capítulo 2).

Abundancia

Para analizar el efecto del año de muestreo sobre la abundancia de artrópodos (número de individuos por rama) se empleó un modelo lineal generalizado usando la distribución de probabilidades Binomial Negativa. Esta distribución es la adecuada debido a que el conjunto de datos presentó una fuerte sobredispersión (Quinn y Keough 2002). Esta sobredispersión suele observarse cuando los datos provienen de conteos (en este caso, número de

artrópodos por unidad de volumen) y presentan una varianza mayor a la media (Agresti 1996), por lo tanto es incorrecto usar una distribución Poisson (la cual asume una media igual a la varianza).

Debido a que el volumen por rama varió de una muestra a otra se utilizó el volumen de cada rama como una variable compensadora (*offset*) convirtiéndose en una constante que se agrega al modelo (Littel et al. 1996, Zuur et al. 2009); en este caso la constante *offset* es el logaritmo natural del volumen de cada rama. Esta variable compensadora (*offset*) solo puede ser utilizada para distribuciones Poisson, Binomial Negativa y Geométrica (Zuur et al. 2009). De esta manera la variable a evaluar fue la *abundancia de artrópodos por cada rama muestreada*; lo que genera un modelo con mayor grado de realismo ya que permite asignarle al mismo el valor del volumen correspondiente a cada unidad de rama (Mangeau y Videla 2005).

Para evaluar la significancia del factor "año" sobre la abundancia de artrópodos, se realizó una prueba de la razón del logaritmo de la verosimilitud (*log likelihood ratio test*, Zuur et al. 2009) comparando el modelo armado con un modelo lineal generalizado nulo (sin el factor "año de muestreo" incorporado).

<u>Biomasa</u>

Para analizar el efecto del año de muestreo sobre la biomasa de artrópodos se realizaron análisis considerando la variable biomasa por volumen (mg/m^3). Debido a la variabilidad de los datos y la falta de cumplimiento del supuesto de homogeneidad de varianza se realizó un análisis de cuadrados mínimos generalizados, GLS (*generalised least squares*). El análisis GLS es una extensión de los modelos lineares generalizados, el cual consiste en una regresión lineal ponderada donde se permite modelar la heterocedasticidad de los datos generada por los factores que están contribuyendo a la desigualdad de varianzas (Pinheiro y Bates 2000, Zuur et al. 2009); en este caso debido al factor *año de muestreo*. El modelado de la variación residual en los distintos niveles del factor "año" se realizó mediante la función *varIdent* (Zuur et al. 2009). Para comparar el modelo sin la estructura de varianza incorporada con el modelo con la heterocedasticidad modelada se realizó una prueba de la razón del logaritmo de la verosimilitud (*log likelihood ratio test*, Zuur et al.

2009). Además se validó gráficamente el modelo utilizándose los residuos estandarizados (normalizados) siguiendo los lineamientos de Zuur et al. (2009). Para evaluar la significancia del factor "año" en la biomasa de artrópodos, se realizó una prueba de la razón del logaritmo de la verosimilitud comparando el modelo armado con un modelo lineal generalizado nulo (sin el factor "año de muestreo").

Además a partir de la masa individual de los artrópodos colectados se establecieron rangos de masa y se determinó la frecuencia de individuos en cada uno de estos rangos para los tres años estudiados. Mediante una Prueba de Independencia se evaluó si las frecuencias de los distintos rangos de masa son independientes de la temporada de primavera-verano. Se corroboró que se cumpliera con el requisito de que el promedio de las frecuencias esperadas sea mayor a 10 para trabajar con un error de Tipo I igual a 0.01 (Zar 1996). Para evaluar la significancia de la independencia de las categorías de masa con los años se utilizó el estadístico Chi cuadrado de Pearson.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa Infostat (2010), excepto los modelos lineales para la abundancia y biomasa de artrópodos, para los cuales se utilizaron los paquetes AED, MASS y NLME del R software (R Core Team 2012).

RESULTADOS

Comportamiento de alimentación de las aves

Velocidad de búsqueda y Movimientos de búsqueda

Los tiempos promedio de las secuencias completas para cada especie de ave fueron: *Serpophaga griseicapilla*: 25.7 s, *Poospiza torquata*: 54.5 s y *Stigmatura budytoides*: 47.4 s. Luego de aplicar el criterio de selección a las secuencias incompletas, el total de secuencias independientes para el cálculo de las tasas de movimientos para las tres especies de aves fue de 380, sumando 543.8 minutos de registro de alimentación.

Para la variable *velocidad de búsqueda* no se encontró interacción significativa para los factores especie de ave y el año ($F_{4,\ 371}$ =1.26, P =0.28). Las tres especies de aves tuvieron una velocidad de búsqueda diferente ($F_{2,\ 371}$ = 25.7,

P<0.0001; Fig. 1). Los individuos de *Serpophaga griseicapilla* mostraron la menor velocidad de búsqueda, mientras que los individuos de *Stigmatura budytoides* fueron los que realizaron más movimientos de búsqueda por minuto. Para cada especie la velocidad de búsqueda no fue diferente entre las tres estaciones estivales estudiadas ($F_{2, 371}$ =1.39, P =0.25; Fig. 1).

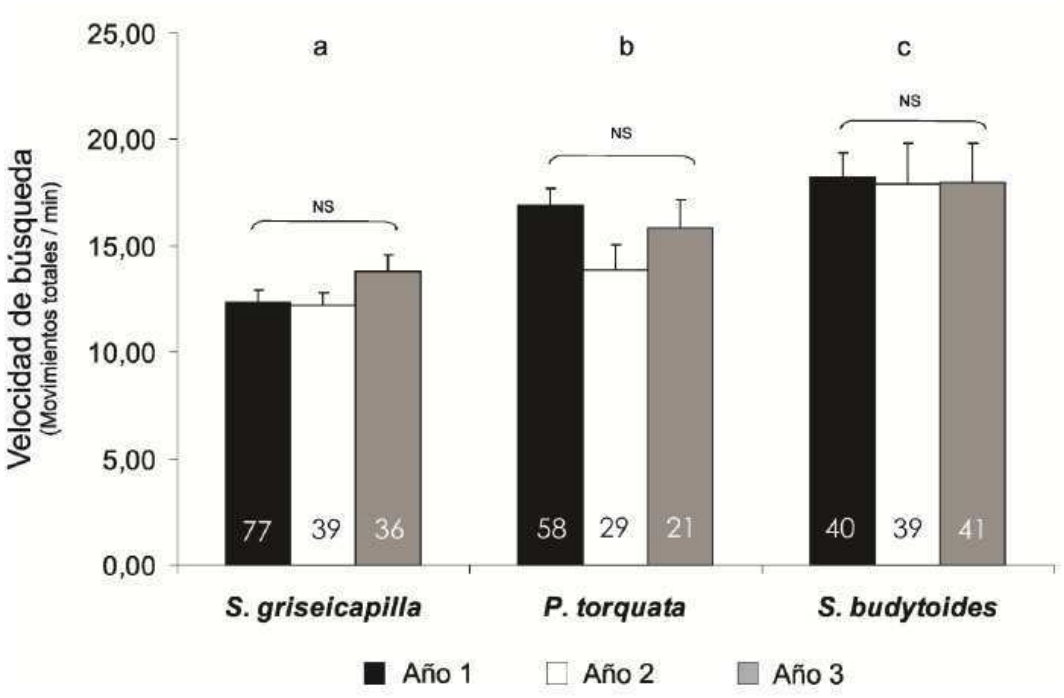


Figura 1. Velocidad de búsqueda (± EE) para las tres especies de aves en las tres estaciones de primavera-verano. Los movimientos corresponden a la suma de los saltos en la percha, cambios de percha por salto y cambios de percha por vuelo para cada individuo. Factor especie: $F_{2, 371}$ = 25.7, P<0.0001; factor año: $F_{2, 371}$ =1.39, P =0.25; interacción especie-año: $F_{4, 371}$ =1.26, P =0.28. El N se indica en cada barra del gráfico.

Al realizar el MANOVA para los distintos movimientos de búsqueda se observó que existen diferencias significativas entre las tres estaciones de primavera-verano para las tres especies de aves (Fig. 2). Para *Serpophaga griseicapilla* la respuesta multivariada de las tasas de movimientos de búsqueda fue significativamente distinta para los dos primeros años comparados con el tercero (Fig. 2). Al realizar un Análisis Discriminante más del 99% de la variación fue explicada por la primer función discriminante (Tabla 1). Al examinar los coeficientes de las variables para dicha función discriminante (los

cuales maximizan la separación entre los años) se puede observar que para *Serpophaga griseicapilla* la variable con mayor coeficiente es *Cambios de Percha por Salto* (Tabla 1). Para el año 3 este tipo de movimientos fueron los más utilizados por los individuos de *S. griseicapilla* a diferencia de los años anteriores, donde las aves buscaron alimento a través de un mayor uso del movimiento *Cambio de Percha por Vuelo* (Fig. 2).

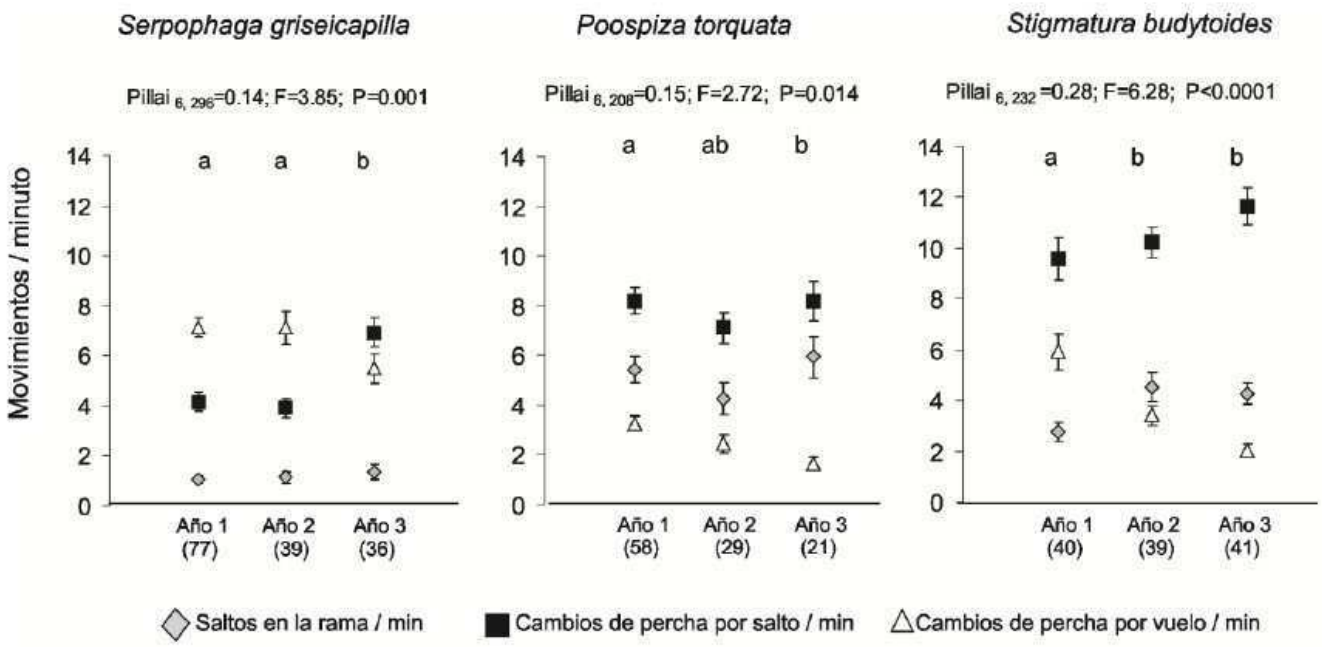


Figura 2. Tasas de movimientos (número de movimientos por minuto ± EE) para las tres especies de aves a lo largo de tres estaciones de primavera-verano. Se indica el valor del estadístico Traza de Pillai, el estadístico F y el valor del P para el MANOVA. Comparaciones entre las estaciones de primavera-verano se realizaron con la Prueba de Hotelling corregido por Bonferroni (letras distintas indican diferencias significativas, P< 0,05). Entre paréntesis se indica la cantidad de secuencias independientes para cada período.

Para *Poospiza torquata* se encontraron diferencias significativas entre el año 1 y el año 3 (Fig. 2). Al realizar el Análisis Discriminante se encontró que para la primera función discriminante (la cual explica el 82 % de la variación) la variable que más aporta a las diferencias entre las épocas estivales es la tasa de *Cambio de Percha por Vuelo* (Tabla 1), disminuyendo sus valores en el tercer año. En este último año también se puede observar un aumento en la

tasa de *Saltos en la rama*, variable con mayor coeficiente para la segunda función discriminante (la cual explica el 14 % de la variación).

Para *Stigmatura budytoides* la respuesta multivariada de las tasas de movimientos de búsqueda del año 1 fue significativamente distinta a la respuesta multivariada del año 2 y del año 3 (Fig. 2). Al realizar el Análisis Discriminante se observó que para la primera función discriminante (la cual explica más del 95 % de la variación) la variable con mayor coeficiente y que aporta a las diferencias entre las épocas de primavera-verano es *Cambios de Percha por Vuelo* (Tabla 1). En la Figura 2, además, puede observarse que la mayor cantidad de *Cambios de Percha por Vuelo* que los individuos de esta especie realizaron fue en el primer año estudiado. En los últimos dos años dicha variable pasa a ser la variable menos usada por las aves de esta especie para buscar alimento.

Tabla 1. Coeficientes de las variables de movimientos de búsqueda para cada función discriminante para las tres especies de aves. No se realizó estandarización de los coeficientes ya que las variables poseen las mismas unidades. En negrita se indican los mayores coeficientes para cada función discriminante.

	Funciones discriminantes	
	1	**2**
Serpophaga griseicapilla		
Constante	-0.28	0.52
Saltos / min	-0.39	**1.64**
Cambios de Percha por Salto / min	**1.19**	-0.5
Cambios de Percha por Vuelo / min	-0.71	-0.52
Varianza explicada (%)	***99.5***	***0.5***
Poospiza torquata		
Constante	-3.16	-3.9
Saltos / min	-0.24	**1.02**
Cambios de Percha por Salto / min	0.1	0.5
Cambios de Percha por Vuelo / min	**1.99**	0.11
Varianza explicada (%)	***82.6***	***14.4***
Stigmatura budytoides		
Constante	-1.44	-1.99
Saltos / min	-0.27	**1.51**
Cambios de Percha por Salto / min	-0.21	-0.61
Cambios de Percha por Vuelo / min	**1.37**	0.51
Varianza explicada (%)	***95.3***	***4.7***

Maniobras de ataque

Como ya fue presentado en el Capítulo 3 las tres especies de aves presentaron distintos patrones en cuanto al uso de maniobras para capturar presas (Fig. 3), siendo *Serpophaga griseicapilla* una especie principalmente revoloteadora, usando también las maniobras de recolección y de caza al vuelo. *Poospiza torquata* es una especie exclusivamente recolectora, y solo en muy pocas ocasiones capturó presas mediante el revoloteo. En cuanto a *Stigmatura budyoides*, se observó un patrón recolector y revoloteador (con la recolección como su principal maniobra).

En cuanto a las variaciones interanuales en el uso de las maniobras de ataque, éste fue dependiente del año únicamente para la especie *S. griseicapilla* (X^2_4 = 9.57, P=0.04, Fig. 3a). Durante el segundo año el uso de la maniobra caza al vuelo es 90% menor que los otros dos años, además la proporción de uso de la maniobra revoloteo es mayor comparado con el año anterior y el posterior. Además se duplicó el uso de la maniobra recolección hacia el tercer año (Fig. 3a). Los residuos de Pearson estandarizados aportan similar información: alto valor absoluto para la maniobra caza al vuelo en el primer año, y para el segundo año altos valores absolutos para caza al vuelo y para revoloteo (Tabla 2).

Para *P. torquata* y *S. budytoides* la frecuencia de uso de las distintas maniobras fue independiente del año de muestreo (Fig. 3b y c respectivamente).

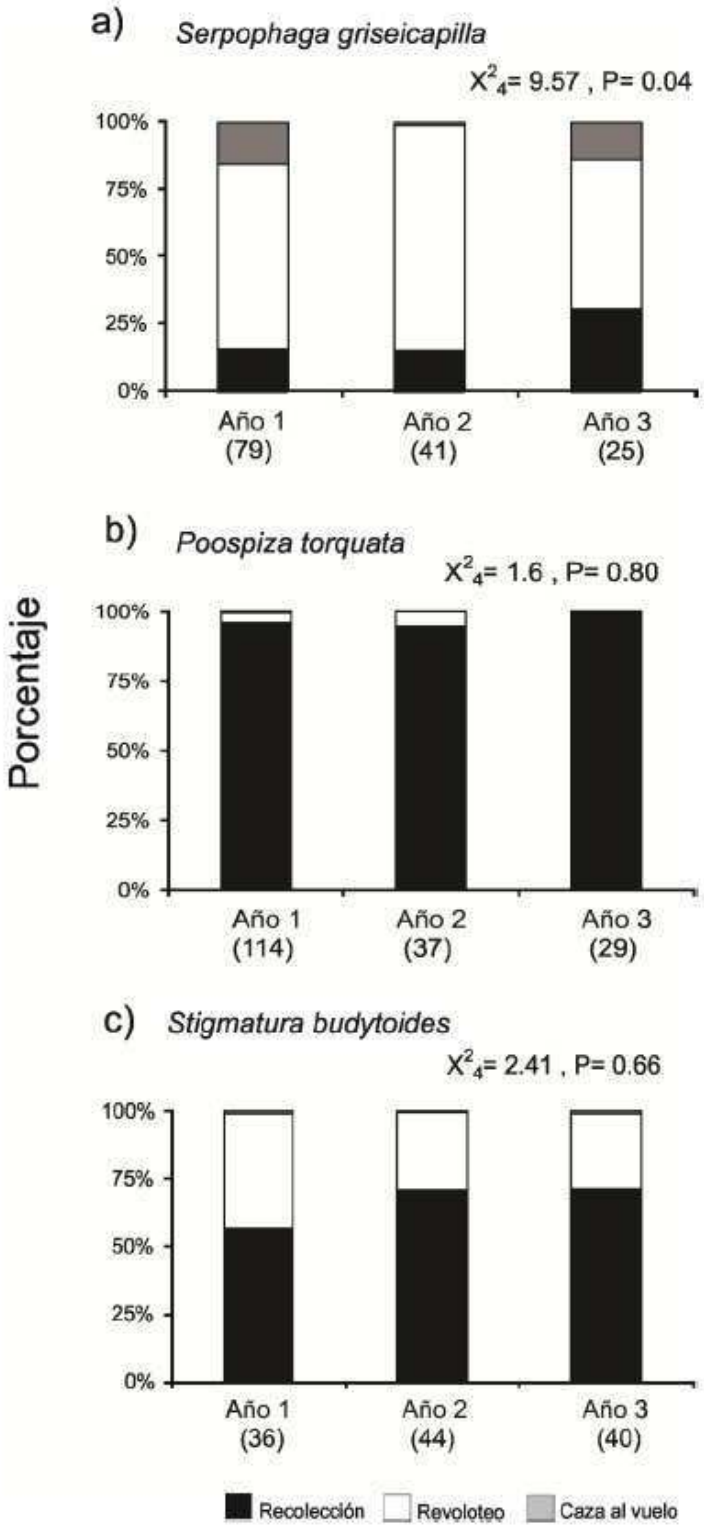


Figura 3. Porcentaje de uso de maniobras de ataque para tres especies de aves durante tres temporadas de primavera-verano. Entre paréntesis se indica el número de secuencias independientes con al menos un ataque (N) para cada especie de ave cada año. Se indica el valor del estadístico de Chi cuadrado y el valor de P para la prueba de independencia.

Tabla 2. Residuos estandarizados de Pearson para las distintas categorías de maniobras de ataque y años de muestreo para la especie *Serpophaga griseicapilla*. En negrita se resaltan las celdas con valores de residuos estandarizados que indican una falta de ajuste a la hipótesis de independencia en la celda.

	Maniobras		
Año de muestreo	**Recolección**	**Revoloteo**	**Caza al vuelo**
Año 1	-0.96	-0.70	**4.64**
Año 2	-0.66	**2.03**	**-2.69**
Año 3	1.93	-1.14	0.12

Abundancia y biomasa de artrópodos

Abundancia

La abundancia de artrópodos por rama resultó ser estadísticamente diferente para las tres estaciones de primavera-verano (L= 46.02, gl=2, P <0.0001, prueba de la razón del logaritmo de la verosimilitud, comparando con el modelo nulo). Los tres años fueron diferentes entre sí (año 1-año 2: z= -2.31, P=0.02; año 1-año 3: z= 3.7, P<0.001; año 2-año 3: z= 7.63, P<0.0001, Fig. 4) cuando se observan los estadísticos de cada nivel del factor “año” y se comparan con el intercepto del modelo lineal generalizado usando la distribución Binomial Negativa.

La menor abundancia de artrópodos en las ramas de *Prosopis flexuosa* correspondió al segundo año y la mayor abundancia al tercero.

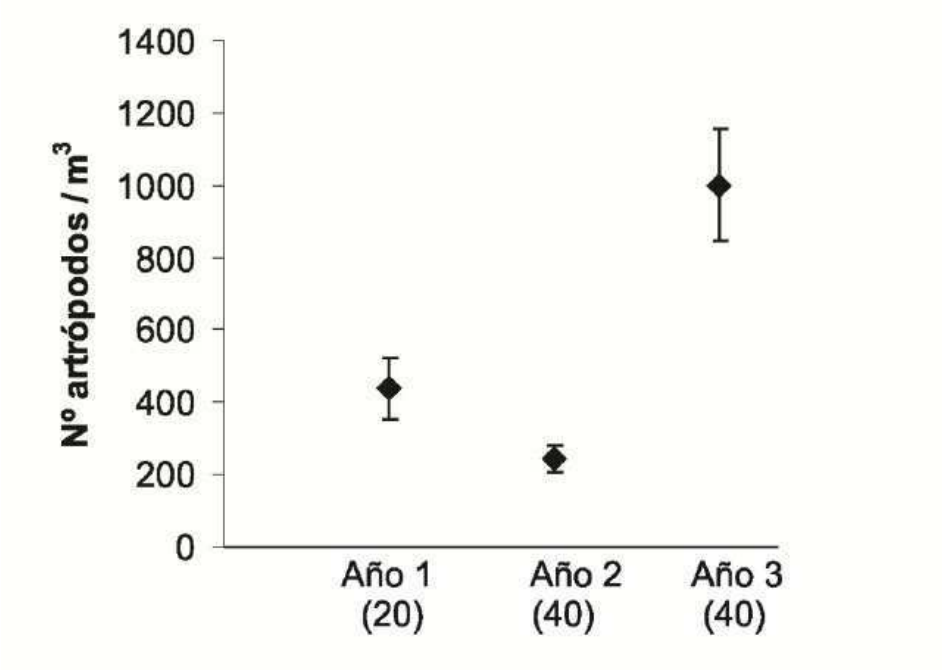


Figura 4. Abundancia de artrópodos por metro cúbico (± EE) de rama para tres estaciones de primavera-verano. Entre paréntesis se indica el número de muestras para cada año. Aunque gráficamente se exprese el número de artrópodos por m^3, el modelo lineal generalizado se realizó con la variable Número de artrópodos por rama con el volumen de cada rama como una variable compensadora (*Offset*, ver Métodos).

Biomasa

Para los análisis de Biomasa se modeló la heterocedasticidad producida por el factor categórico "año". La comparación entre el modelo sin la incorporación de la estructura de varianza y el modelo con la heterocedasticidad modelada resultó ser significativa (Tabla 3). Además a partir de la comparación de los estadísticos AIC (criterio de información de Akaike) se encontró que el mejor modelo es el que incluye la heterocedasticidad modelada (el menor AIC corresponde al mejor modelo, Tabla 3).

La biomasa de artrópodos por m^3 resultó ser estadísticamente diferente para las tres estaciones de primavera-verano (L= 77.57, gl= 4, P< 0.0001, prueba de la razón del logaritmo de la verosimilitud, Fig. 5). La prueba se realizó para el modelo lineal nulo comparado con el modelo que incluye el factor "año". La biomasa de artrópodos por m^3 fue significativamente menor para el año 2 comparado con el año 1 (t=3.00, P<0.01) y el año 3 (t= 3.9, P< 0.001; Fig. 5). La biomasa por m^3 no difirió entre el primer y tercer año (t= -1.37, P= 0.17).

Tabla 3. Comparación del modelo lineal general correspondiente al análisis de la biomasa por m^3 de artrópodos con su correspondiente GLS donde se modeló la heterocedasticidad, incorporando una estructura de varianza en el factor "año". Se compararon los modelos mediante una prueba de la razón del logaritmo de la verosimilitud.

	gl	*AIC*	*Log verosimilitud*	*L. ratio (L)*	*P*
M. lineal general [a]	4	1334.7	-663.3		
M. GLS "año" [b]	6	1280.7	-634.3	57.9	< 0.0001

[a] Modelo lineal general.

[b] Modelo *generalised least squares* con estructura de varianza en el factor "año".

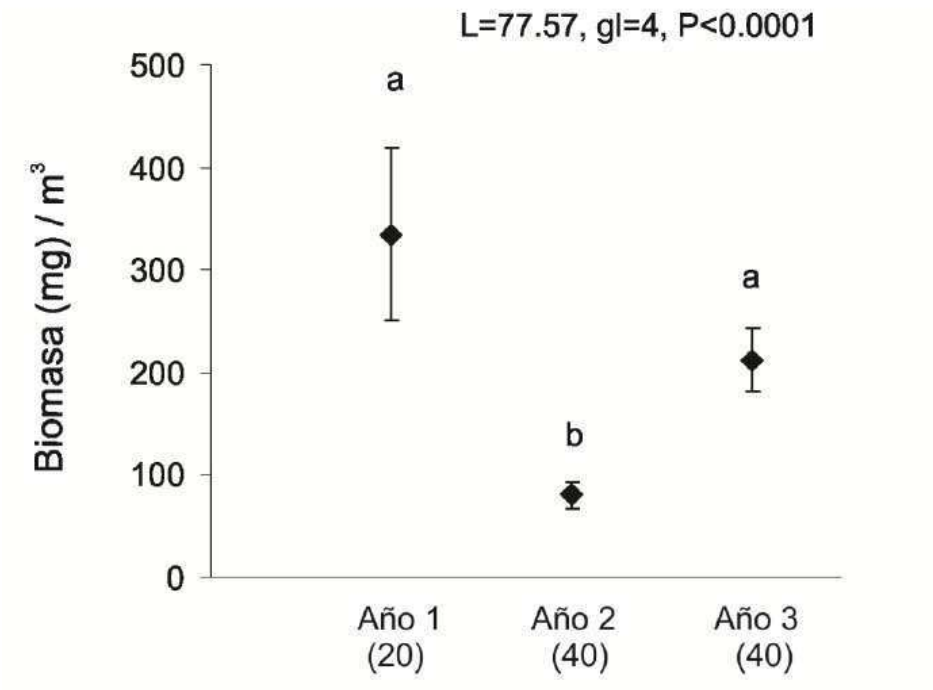


Figura 5. Biomasa de artrópodos (mg) por metro cúbico de rama (± EE) para tres estaciones de primavera-verano. Entre paréntesis se indica el número de muestras para cada año.

Distribución de frecuencias de biomasa de artrópodos

La distribución de frecuencias de las distintas categorías de biomasa individual de los artrópodos resultaron ser dependientes de las temporadas de primavera-verano (X^2_{10}= 113.33, *P* <0.0001, Prueba de Independencia). Gráficamente se pueden observar distintos patrones de frecuencias para los tres años de

muestreo (Fig. 6). Las diferencias entre los tres años se distinguen principalmente en las primeras categorías, con una menor frecuencia de artrópodos pequeños durante el año 1 y mayor cantidad de individuos de estos tamaños en el año 3. De esta manera los artrópodos colectados en el tercer año están altamente concentrados en las primeras categorías de masa (principalmente pequeñas larvas de dípteros y ninfas de homópteros de 0.05-0.15 mg). En las siguientes categorías el patrón de frecuencias se invierte para los tres años de muestreo, con el año 1 y año 2 teniendo el mayor porcentaje de artrópodos de mayor biomasa. Durante estos dos años la mayoría de los individuos corresponden a homópteros de las superfamilias Jassoidea y Fulgoroidea y coleópteros de la superfamilia Curculionoidea de aproximadamente una biomasa de 0.5-1 mg. Además, en estos primeros años se registraron individuos de más de 10 mg (larvas de lepidópteros y homópteros de la familia Membracidae), en cambio para el año 3 los individuos no superaron los 5 mg (Fig. 6).

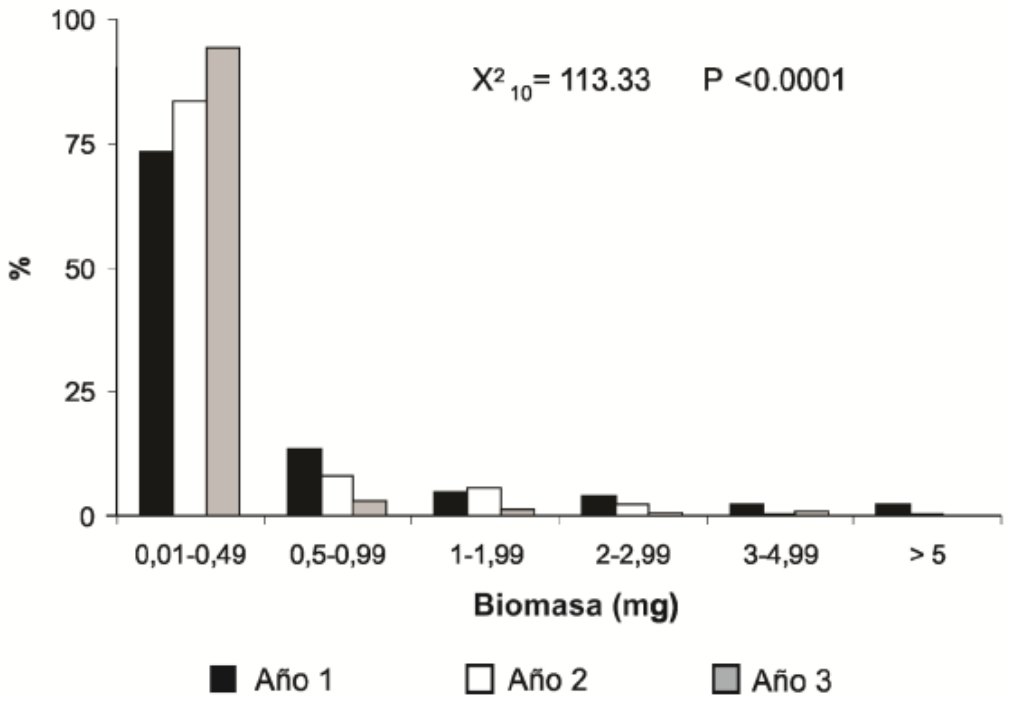


Figura 6. Distribución de frecuencias de biomasa individual (mg) de los artrópodos colectados durante las tres temporadas de primavera-verano en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán. Se indica el estadístico Chi cuadrado de Pearson para la Prueba de Independencia.

DISCUSIÓN

En este capítulo se estudió la variación interanual en los movimientos de búsqueda de alimento y en el uso de distintas maniobras de ataque para la captura de presas por parte de las aves insectívoras del desierto del Monte central, encontrándose variaciones en algunas variables estudiadas, además estas modificaciones fueron especie-específicas ya que por ejemplo en la especie *Serpophaga griseicapilla* se encontraron más cambios interanuales con respecto a las otras especies de aves.

Entre los posibles factores que pueden explicar la variación interanual en el comportamiento de alimentación de las aves se encuentran: la disponibilidad de recursos alimenticios, las condiciones climáticas, la predación y la fenología de la vegetación (Szaro et al. 1990). Debandi (1999) realizó un estudio de la comunidad de artrópodos de follaje de las distintas especies leñosas de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán a lo largo de dos años y si bien encontró variaciones estacionales en la riqueza y abundancia de artrópodos, sus resultados no mostraron una variabilidad interanual importante en la abundancia de los mismos. En cambio, durante el período de estudio de esta tesis sí se encontraron notables variaciones entre los años en cuanto a la abundancia y biomasa de los artrópodos hallados en el follaje de *Prosopis flexuosa*, los cuales pudieron haber afectado a algunas de las variables del comportamiento de alimentación de las aves, como se ha observado en varios trabajos que estudiaron interanualmente este comportamiento (Szaro et al. 1990, Bell y Ford 1990).

La velocidad de búsqueda de las aves puede disminuir cuando se incrementa la abundancia de presas crípticas (Gendron 1982) y/o pequeñas (Goss-Custard 1977), ya que con menos movimientos por unidad de tiempo se mejora la probabilidad de detección de las presas. También existen estudios en donde esta variable del comportamiento de búsqueda disminuyó cuando existe una mayor cantidad de presas disponibles (Zach y Falls 1979, Pienkowski 1983), ya que son necesarios menos movimientos de búsqueda para encontrar una presa. En este trabajo las especies de aves estudiadas mantuvieron sin variación su velocidad de búsqueda, a pesar de que en el último año de

muestreo aumentó la abundancia de presas pequeñas. Sin embargo sí se observaron cambios en los movimientos frecuentemente utilizados para la búsqueda de presas en las tres especies de aves (además de la maniobra utilizada para su captura en el caso de *Serpophaga griseicapilla*).

El comportamiento tanto de búsqueda como de captura de presas de los individuos de *S. griseicapilla* se corresponde con un modo de alimentación del tipo "búsqueda a distancia variable" (i.e., *variable distance searches*, Robinson y Holmes 1982), donde los individuos realizan más movimientos de vuelos que saltos, y su principal maniobra de ataque es el revoloteo. Sin embargo, estos individuos cambiaron sus patrones de búsqueda pasando de moverse a través de vuelos en los dos primeros años a moverse utilizando saltos para cambiar de percha como principal movimiento de búsqueda de alimento en el tercer año. Este cambio en el patrón de búsqueda de alimento fue acompañado por un cambio interanual en el uso de las maniobras para atacar a sus presas, ya que en el tercer año los individuos disminuyeron el porcentaje de uso de su principal maniobra (el revoloteo) y aumentaron el uso de la maniobra de recolección. Estos cambios podrían estar relacionados con el tipo de presas más abundante en el follaje de *Prosopis flexuosa* durante la última estación de primavera-verano. En dicho año la abundancia de artrópodos fue mucho mayor que los años anteriores, sin embargo gran parte de los artrópodos muestreados fueron de pequeño tamaño y biomasa (principalmente larvas de dípteros y ninfas de homópteros). Para que las aves puedan capturar este tipo de presas pequeñas la maniobra revoloteo podría no ser la más adecuada, probablemente debido a que las aves detecten mejor a estas presas desde una corta distancia. Además moverse con movimientos cortos (como los saltos) podría permitir a las aves explorar con mayor detalle las ramas y el follaje. Por lo tanto esta flexibilidad en su modo de alimentación (y utilizar otro modo de alimentación como el de "búsqueda cerca de la superficie", *near surface searching* de Robinson y Holmes 1982) podría proporcionarles a estas aves ventajas ante el cambio en el tipo de presas durante dicho año.

Cambios similares a los ocurridos en *S. griseicapilla* se han observado en el modo de alimentación de *Vireo olivaceus* en un bosque deciduo de Norteamérica; esta especie posee generalmente un modo de alimentación "búsqueda a distancia variable" (i.e. variable-distance searchers), sin embargo

utilizó un modo de alimentación más cercano al síndrome “búsqueda cerca de la superficie” en años en los cuales hubo una explosión de larvas de lepidópteros (Robinson y Holmes 1982).
Otros ejemplos de flexibilidad en cuanto al modo de alimentación fueron encontrados por Chen et al. 2011. Estos autores encontraron que los individuos de *Coccyzus americanus* poseen una combinación de dos modos de alimentación; los individuos generalmente usan el modo pasivo de alimentación llamado “sentarse y esperar” (i.e. *sit and wait* o de percha abierta) y las principales presas que consumen son larvas grandes (las cuales pueden ser detectadas a distancias mayores a 1 m y son capturadas mediante saltos largos), sin embargo cuando estas presas no son tan abundantes las aves pueden usar el modo de "alimentación amplia" (i.e. *wideling foraging*), el cual implica una búsqueda activa mediante movimientos cortos.

Con respecto a las otras especies de este estudio, para *Stigmatura budytoides* también se pudieron observar algunos cambios interanuales entre los tres años de muestreo. Estos cambios se encuentran en concordancia con los que se observaron en el comportamiento de *Serpophaga griseicapilla.* Los individuos de *S. budytoides* disminuyeron el uso de los movimientos de búsqueda mediante vuelos e incrementaron los cambios de percha por saltos durante el segundo y tercer año en respuesta a la variación interanual en la abundancia y biomasa de artrópodos.
En cuanto a la tercer especie estudiada en este trabajo, los individuos de *Poospiza torquata* tuvieron un comportamiento muy estereotipado durante todo el período de estudio, utilizando casi exclusivamente los saltos y la recolección como estrategia de búsqueda y de captura. El único cambio que se pudo observar fue una intensificación de sus movimientos de búsqueda a partir de los saltos, ya que disminuyó el uso de movimientos de vuelo en el último año de muestreo. Para esta especie, dadas las características de su comportamiento de alimentación, los cambios mencionados anteriormente sobre la abundancia de los distintos tipos de artrópodos no influyeron particularmente en la manera de atacar a sus presas, ya que posee las características propias de un ave recolectora, las cuales están en concordancia

con los cambios en la abundancia y tamaños de los artrópodos durante el tercer año.

Los resultados encontrados sobre los cambios interanuales del comportamiento de alimentación (especialmente los cambios encontrados en *Serpophaga griseicapilla*) podrían relacionarse con la maximización de la energía incorporada, como predice la teoría de alimentación óptima (Stephens y Krebs 1986, Ydenberg et al. 2007). De esta manera las aves pueden cambiar su modo de alimentación para mantener constante sus tasas de captura de presas (Robinson and Holmes 1984) y sus tasas de ingreso de energía (Kuwae 2010).
Por otra parte, los cambios interanuales observados en el comportamiento de búsqueda y captura de alimento aportan valiosa información sobre el grado de flexibilidad de las aves en cuanto a sus modos de alimentación, además de los factores que podrían estar influyendo sobre los mismos. Esta flexibilidad ecológica es de particular importancia, ya que podría ser ventajosa para las aves en ambientes con climas variables y fluctuaciones del alimento (Morse 1980) como son los ambientes desérticos.

CAPÍTULO 5

DISCUSIÓN GENERAL

CAPÍTULO 5

DISCUSIÓN GENERAL

El objetivo general de esta tesis fue evaluar el comportamiento de alimentación de tres especies de aves insectívoras de follaje en el desierto del Monte central, y describir su dinámica espacial y temporal. Las especies estudiadas fueron *Stigmatura budytoides* (Calandrita), una especie residente; *Serpophaga griseicapilla* (Piojito de cabeza gris), una especie migradora solo presente durante la época de primavera-verano; y *Poospiza torquata* (Monterita de collar), una especie residente pero que presenta un cambio de nicho trófico, alimentándose de insectos solo durante la época de primavera-verano. Además, se estudiaron algunos factores que pueden influir en el comportamiento de alimentación de las aves, como la abundancia de los recursos alimenticios y la arquitectura del follaje de las especies de plantas leñosas de desierto del Monte central.

La dinámica espacial estuvo relacionada con el estudio del comportamiento de alimentación en dos ambientes estructuralmente distintos: Jarillal (más homogéneo con dos estratos verticales) y Algarrobal (menos homogéneo con tres estratos). La dinámica temporal se estudió: 1) a escala estacional, comparando el comportamiento de *Stigmatura budytoides* entre primavera-verano y otoño-invierno y 2) a escala interanual, comparando tres temporadas reproductivas para las tres especies de aves estudiadas.

A lo largo de la tesis ya fueron discutidos los resultados particulares de cada uno de los capítulos previos, por lo que en el presente capítulo sólo se hará un breve resumen de los resultados más relevantes y se integrarán aquellos más relacionados con los objetivos generales de la tesis. De esta forma los resultados más interesantes a discutir son:

-que las tres especies de aves estudiadas son flexibles en ciertas variables del comportamiento de alimentación a escala temporal, tanto estacional (Capítulo 3) como interanual (Capítulo 4),

-que las tres especies de aves seleccionan a *Prosopis flexuosa* como sitio de alimentación. Y particularmente, que *Stigmatura budytoides* selecciona a los algarrobos como sitio de alimentación a lo largo de todo el año, a pesar de las variaciones fenológicas de los mismos (e.g., pérdida de la mayor parte del follaje de los algarrobos en otoño- invierno) (Capítulo 3),
-que esta selección por *P. flexuosa* también se mantuvo en el ambiente del jarillal, a pesar del bajo porcentaje de cobertura de los algarrobos en dicho ambiente (Capítulo 3).

Estos resultados aportan a profundizar sobre un aspecto importante de la ecología comportamental de las aves, la *plasticidad ecológica*. Una definición general de plasticidad ecológica es la capacidad de los organismos del mismo o similar genotipo para responder comportamental o fenotípicamente al variar las condiciones ambientales (Merriam-Webster 1986, citado por Greenberg 1990). Sin embargo, hay que considerar que la definición del término plasticidad ecológica ha sido vaga y ha involucrado una mezcla de distintos atributos. Un atributo más estático: la *falta de especialización*, e.g. especies generalistas versus especialistas en el uso de los recursos o de los hábitats, y un atributo más dinámico: la *flexibilidad ante el cambio*, e.g. la habilidad de un ave para responder a cambios en el alimento, competencia o la presencia de nuevos recursos (Greenberg 1990). En esta discusión se hará foco en este último aspecto de la plasticidad ecológica.

PLASTICIDAD COMPORTAMENTAL EN LAS TRES ESPECIES DE AVES

Una especie clave en esta tesis fue *Stigmatura budytoides*, ya que esta especie es la que está expuesta a todos los cambios fenológicos que atraviesan los algarrobos, como la pérdida de la mayor parte de su follaje en otoño-invierno (y por ende una menor abundancia de artrópodos que se alimentan del follaje de estos árboles). Estos cambios fenológicos son los que probablemente determinaron los cambios ocurridos en el comportamiento de los individuos de *Stigmatura budytoides* (modificando estacionalmente el uso de la altura, sustrato y maniobra de captura). Por ejemplo, durante las estaciones de otoño-

invierno son más abundantes los insectos voladores como los homópteros de la familia Psyllidae (Capítulo 2); este incremento de presas voladoras pudo haber determinado un mayor uso de maniobras aéreas (como la caza al vuelo) y menor uso de maniobras de recolección comparado con las temporadas de primavera-verano. Varios trabajos sobre comportamiento de alimentación de aves han reflejado también un mayor uso de maniobras más costosas energéticamente durante las épocas de menor abundancia de recursos indicando la necesidad de capturar presas que no habían sido consideradas por las aves durante la estación favorable (de Mendoza et al. 2004, Chouteau y Fenosoa 2008, Ghosh et al. 2011). Esta plasticidad por parte de los individuos de *S. budytoides* en el uso de las maniobras de ataque también ha sido definida como una plasticidad motora (Klopfer 1967) la cual considera una flexibilidad en el uso de los distintos movimientos de búsqueda y de ataque de las presas.

Esta flexibilidad ante cambios en los recursos no solo se observó a escala estacional en los individuos de *S. budytoides*, sino también a escala interanual en donde las tres especies de aves respondieron flexiblemente (aunque con distintos grados) cuando se compararon tres temporadas de primavera-verano (Capítulo 4).

A escala interanual las tres especies de aves por un lado modificaron la frecuencia de uso de los distintos movimientos de búsqueda empleados, y por otro lado *Serpophaga griseicapilla* además modificó la frecuencia de uso de las distintas maniobras de captura; estos cambios podrían deberse, al cambio interanual que hubo en los tipos y tamaños de presas disponibles para las aves. En algunos trabajos se ha encontrado que cuando varía la disponibilidad de presas las aves responden modificando la cantidad de movimientos totales por minuto realizados durante su búsqueda (ver referencias en Gendron y Staddon 1983 y en Lyons 2005), lo que representaría un cambio en el esfuerzo de búsqueda; sin embargo en las aves estudiadas en esta tesis la estrategia de cambio fue distinta. En los años en que aumentó la abundancia de presas pequeñas (como larvas de dípteros y ninfas de homópteros) las tres especies de aves por un lado aumentaron la cantidad de saltos por minuto pero a la vez disminuyeron la cantidad de movimientos de vuelos (Capítulo 4). Además en el caso de *Serpophaga griseicapilla,* los individuos de esta especie disminuyeron

el porcentaje de uso de su principal maniobra de captura (el revoloteo) y aumentaron el uso de la maniobra de recolección. Esta flexibilidad de *S. griseicapilla* va en concordancia con estudios en los que se ha encontrado que el uso de diferentes maniobras es lo que permite la adquisición de diferentes tipos de presas (Böhm y Kalko 2009).

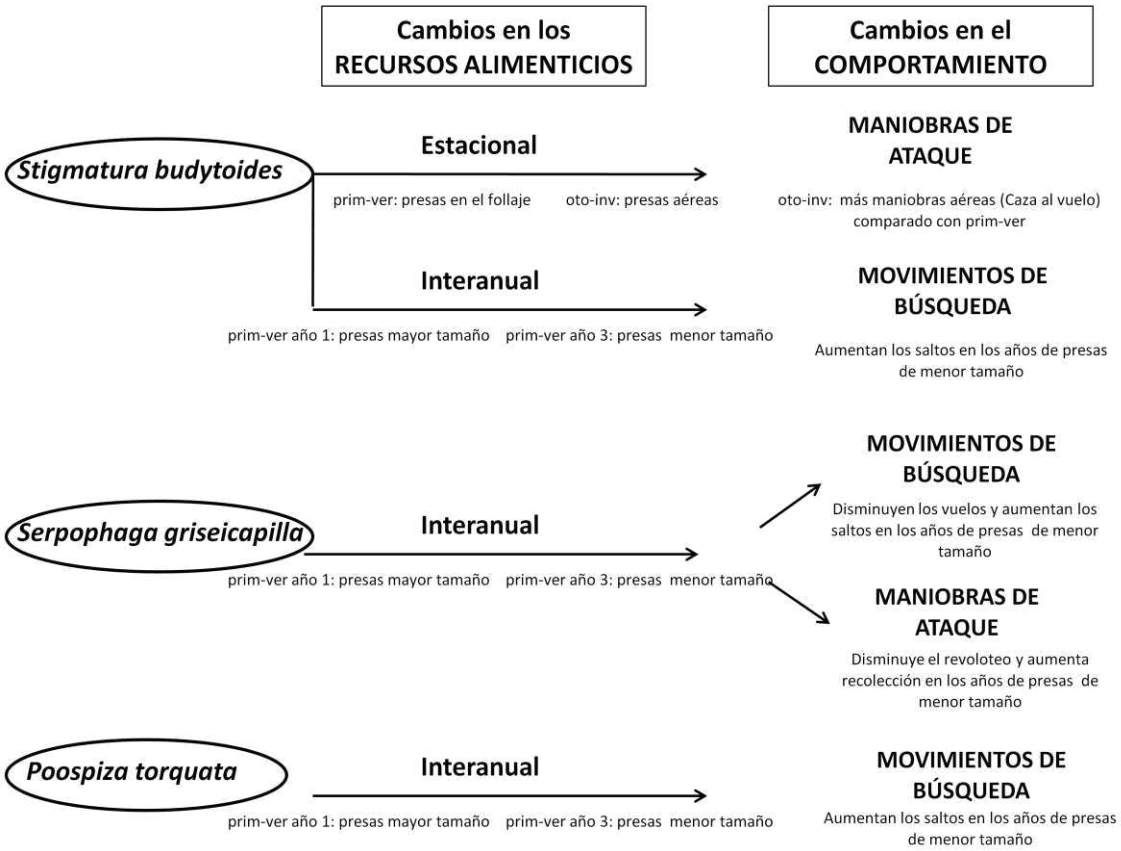
Además, esta especie es un ave migradora, y por lo general se considera a este tipo de aves como más plásticas, con capacidad de cambiar el uso de sus recursos alimenticios de manera oportunista si se las compara con aves residentes (Leisler 1990, 1992, Salewski y Jones 2006).

Finalmente, en *Poospiza torquata* a nivel interanual solo se encontraron cambios en los movimientos de búsqueda en el año en que aumentó la abundancia de artrópodos pequeños, reforzando su modo de buscar presas característica de una especie recolectora (ya que estas características serían las adecuadas según las características de los pequeños y crípticos artrópodos). Además, la posibilidad de cambiar de maniobras de ataque para esta especie tal vez está restringida debido a su morfología, la cual les otorga a las distintas especies de aves la habilidad para realizar un determinado tipo de maniobras y las limita para realizar otras (Moermond 1990, Forstmeier y Keßler 2001). Esta especie a diferencia de las otras dos pertenece a la familia Thraupidae, motivo por el cual posee otras posibilidades de movimientos y maniobras.

Cabe destacar el comportamiento alimentario estacional de esta especie y su flexibilidad en el cambio de dieta. *Poospiza torquata* cambia de gremio de alimentación a lo largo del año; en otoño-invierno se alimenta de semillas de gramíneas y en las estaciones de primavera-verano se alimenta de artrópodos presentes en el follaje de la vegetación (Lopez de Casenave 2001, Lopez de Casenave et al. 2008). Estos cambios estacionales en la dieta de *P. torquata* pueden resultar del hecho de que esta especie mantiene la misma maniobra de alimentación durante todo el año, pero encontrando más insectos durante la primavera y el verano, y más semillas de plantas herbáceas en otoño e invierno (Milesi et al. 2008). Además a diferencia de los otros granívoros esta especie no se alimenta de semillas que se encuentran en el suelo, sino que recolecta semillas de gramíneas directamente desde las panojas, accesibles solo desde ramitas bajas de plantas leñosas (Milesi et al. 2008, obs. pers.). Esta especie a

lo largo del año tendría una estrategia oportunista ajustando su consumo de semillas y artrópodos en relación con las variaciones temporales en sus disponibilidades (Sanchez y Blendinger 2014), y este ajuste lo realiza mientras se mueve por las ramas de árboles y arbustos con movimientos cortos utilizando casi exclusivamente la maniobra de recolección.

En síntesis, los cambios interanuales y estacionales de las tres especies de aves podrían resumirse en el siguiente esquema:



Los resultados encontrados en esta tesis siguen apoyando los distintos niveles de flexibilidad y oportunismo encontrados por otros autores en las aves de desierto de Monte Central (Lopez de Casenave et al. 2008, Sanchez y Blendinger 2014, Camín et al. 2015). Esta flexibilidad ecológica es de particular importancia, ya que podría ser ventajosa para las aves en ambientes con climas variables y fluctuaciones del alimento (Morse 1980) como son los ambientes desérticos.

Todos estos cambios en las tres especies de aves ocurren sin que las mismas modifiquen su selección por la especie leñosa como sitio de alimentación. En el caso de estas aves insectívoras la estrategia es seleccionar a *Prosopis flexuosa* tanto estacional como espacialmente; este hecho lleva a preguntar: ¿Por qué las aves seleccionan a los algarrobos como sitio de alimentación, incluso en el ambiente de Jarillal, a pesar del bajo porcentaje de cobertura de los mismos en dicho ambiente?

SELECCIÓN DE ALGARROBOS COMO SITIO DE ALIMENTACIÓN

En el Capítulo 3 se describieron los factores que pueden determinar la selección de sitios de alimentación por parte de las aves insectívoras. En el mismo capítulo se analizaron dos posibles factores: *biomasa de artrópodos* y *arquitectura del follaje*; de estas posibilidades se concluye que el factor que podría estar influenciado en la selección de especies de plantas como sitios de alimentación es la *biomasa de artrópodos por individuo leñoso*.

Al seleccionar a los algarrobos como sitios de alimentación, las tres especies de aves insectívoras estudiadas en esta tesis podrían maximizar su eficiencia de búsqueda, dado que los individuos de *P. flexuosa* fueron parches con mayor abundancia y biomasa de presas (en varios órdenes de magnitud); de esta manera el tamaño de estos individuos leñosos (comparado con otras especies leñosas) podría ser un factor clave en determinar la selección por parte de las aves.

La flexibilidad encontrada en algunas variables del comportamiento de alimentación de las especies de aves estudiadas en esta tesis, aporta información sobre los posibles mecanismos que les permitirían a las aves mantener el fuerte patrón de selección por el sitio de alimentación, seleccionando, tanto espacial como estacionalmente, a *Prosopis flexuosa* debido a la mayor oferta de alimento por parche. Además, desde una perspectiva energética, las aves disminuirían la necesidad de moverse entre parches, como predice el teorema de valor marginal (Charnov 1976), maximizando la eficiencia de alimentación al concentrarse en los parches más

provechosos hasta que el nivel de recursos caiga por debajo del promedio de la matriz del paisaje.

IMPORTANCIA DE LOS ALGARROBALES EN EL MONTE CENTRAL

La complejidad estructural de la vegetación se considera como el principal determinante de la diversidad de aves (Wiens 1989). En el Monte central los bosques de algarrobo son de gran importancia para las aves ya que presentan mayor abundancia y riqueza de aves insectívoras que los jarillales (Cueto et al. 2006). En el caso de la Reserva de Ñacuñán los bosques de algarrobo aportan más estratos de vegetación que los jarillales, estos bosques de *P. flexuosa* aportarían más sitios de alimentación para las aves insectívoras (Cueto et al 2008).

De los resultados encontrados en esta tesis resulta interesante el fuerte patrón de selección de los algarrobos como sitio de alimentación en dos contextos ambientales distintos (algarrobal y jarillal), manteniéndose además a escala estacional para la especie de ave residente estudiada. Además cada especie de ave tuvo diferentes respuestas frente a la dinámica de los recursos alimenticios lo que permitiría mantener este patrón de selección. Esta información resulta importante dado que en la región del Monte central, los grandes bosques de algarrobo son afectados por diferentes disturbios como la explotación forestal, la ganadería y el fuego (Villagra et al. 2009); este último factor ha eliminado en algunas áreas del desierto del Monte el estrato arbóreo simplificando el hábitat y convirtiendo gran parte de estos bosques en arbustales (i.e. arbustización) (Cesca et. al 2014).

En este contexto, el conocimiento sobre la ecología de estos sistemas desérticos, como el aportado en esta tesis, es valioso dado el actual panorama de cambios en el uso de la tierra que van sufriendo los bosques en Argentina, ya que las diferencias especie-específicas en la flexibilidad comportamental podrían ser usadas para predecir las respuestas de las aves a modificaciones en el hábitat debido a los rápidos cambios ambientales producidos por el hombre.

BIBLIOGRAFÍA

Adamík P., M. Kornan y J. Vojtek. 2003 The effect of habitat structure on guild patterns and the foraging strategies of insectivorous birds in forests. *Biologia (Bratislava)* 58 (2): 275-285.

Agresti A. 2002. Categorical data analysis. Second edition. University of Florida.

Airola D. A. y R. H. Barrett. 1985. Foraging and habitat relationships of insect-gleaning birds in a Sierra Nevada mixed-conifer forest. *Condor* 87: 205-216.

Aliabadi A., Renwick J. A. A. y D.W. Whitman. 2002. Sequestration of glucosinolates by Harlequin Bug *Murgantia histrionic*. *Journal of Chemical Ecology* 28 (9): 1749-1762.

Barth R. C. 1975. Spatial distribution of carbon and nitrogen in some desert shrub ecosystem. Ph.D. Thesis. Univ. Arizona, Tucson, Arizona.

Bell H. L. y H. A. Ford. 1990. The influence of food shortage on interspecific niche overlap and foraging behavior of three species of Australian warblers (Acanthizidae). *Studies in Avian Biology* 13: 381-388.

Berlioz J. 1959. Description de deux éspeces nouvelles d'oiseaux de Bolivie. *Bull.du Mus. Nat.D'Hist. Nat.* 3: 218-219.

Blendinger P. G. 2005. Foraging behaviour of birds in an arid sand-dune scrubland in Argentina. *Emu* 105: 67-79.

Block W. M. 1990. Geographic variation in foraging ecologies of breeding and nonbreeding birds in oak woodlands. *Studies in avian Biology* 13: 264-269.

Block W. M. y L. A. Brennan. 1993. The habitat concept in ornithology: Theory and applications. Páginas 35-91 in D. M. Power, editor. Current Ornithology. Plenum press, New York.

Böhm S. M. y E. K. V. Kalko. 2009. Patterns of resource use in an assemblage of birds in the canopy of a temperate alluvial forest. *Journal of Ornithology* 150: 799-814.

Boshoven J. y Tognelli M. 1995 La Reserva de Biosfera de Ñacuñán. Relevamiento ecológico, cultural y de manejo actual. Informe inédito, IADIZA, CRICYT, Mendoza.

Burns K. J., P. Unitt y N. A. Mason. 2016. A genus-level classification of the family Thraupidae (Class Aves: Order Passeriformes). *Zootaxa* 4088 (3): 329-354.

Cabrera A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Pp. 1-85 en: Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería. Tomo II. Fascículo 1. Acme, Buenos Aires.

Calder W. A. y J. R. King. 1974. Thermal and caloric relations of birds. Pp. 259-413. En: D. S. Farner y J. R. King (eds.). Avian biology. Vol. 4. Academic Press, New York.

Camín S. R., V. R. Cueto, J. Lopez de Casenave y L. Marone. 2015. Exploring food preferences and the limits of feeding flexibility of seed-eating desert birds. *Emu* 115: 261-269.

Carrascal L. M. y Tellería J. L. 1989. Comportamiento de búsqueda de alimento y selección de especies arbóreas: análisis con el Agateador Común (*Certhia brachydactyla*) durante el invierno. *Ardeola* 36 (2): 149:160.

Carrascal L. M., E. Moreno y J. L. Tellería. 1990. Ecomorphological relationships in a group of insectivorous birds of temperate forests in winter. *Holarct. Ecol.* 13: 105-111.

Cesca E. M., P. E. Villagra y J. A. Alvarez. 2014. From forest to shrubland: Structural responses to different fire histories in *Prosopis flexuosa* woodland from the Central Monte (Argentina). *Journal of Arid Environments* 110: 1-7.

Chapman R. F., E. A. Bernays y T. Wyatt. 1988. Chemical aspects of host plant specificity in three *Larrea* feeding grasshoppers. *Journal of Chemical Ecology* 14 (2): 561-579.

Charnov E. L. 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* 9: 129-136.

Chen C.-C., W. C. Barrow, K. Ouchley y R. B. Hamilton. 2011. Search Behavior of Arboreal Insectivorous Migrants at Gulf Coast Stopover Sites in Spring. *The Wilson Journal of Ornithology* 123: 347-359.

Chouteau P. y R. Fenosoa. 2008. Seasonal effects on foraging behavior of two sympatric species of couas in the western dry forest of Madagascar. *African Journal of Ecology* 46: 248-257.

Chust L., Cueto V. R., Guerra Navarro C. y Bravo S. 2012. Comportamiento de alimentación y selección de microhábitats por el Fiofío Silbón (*Elaenia albiceps chilensis*) en bosques de la Patagonia. *Ornitología Neotropical* 23 (3): 313-323.

Cody M. L. 1985. An Introduction to Habitat Selection in Birds. Pp. 4-56 in Habitat Selection in Birds. M. L. Cody (Ed.). Academic Press, New York.

Cooper R. J. y R. C. Whitmore. 1990. Arthropod sampling methods in ornithology. *Studies in Avian Biology* 13: 29-37.

Crawley M.J. 2007. The R Book. John Wiley & Sons, Ltd., Chichester.

Cueto V. R. y J. Lopez de Casenave. 2002. Foraging behavior and microhabitat use of birds inhabiting Coastal Woodlands in Eastcentral Argentina. *Wilson Bull.* 114:342-348.

Cueto V. R., J. Lopez de Casenave, M. C. Sagario y J. Damonte. 2006. Relación aves-vegetación: importancia de los algarrobales para la avifauna del desierto del Monte, p. 234–236. In A. Brown, U. Martínez Ortíz, M. Acerbi y J. Corcuera (Eds.). *La situación ambiental argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina*, Buenos Aires, Argentina.

Cueto V. R., J. Lopez de Casenave y L. Marone. 2008. Neotropical austral migrant landbirds: population trends and habitat use in the central Monte desert, Argentina. *Condor* 110(1): 70-79.

de Mendonça-Lima A., S. M. Hartz y A. Kindel. 2004. Foraging behavior of the white-browed (*Basileuterus leucoblepharus*) and the goldencrowned (*B. culicivorus*) warblers in a semidecidual forest in southern brazil. *Ornitologia Neotropical* 15: 5-15.

Debandi G. 1999. Dinámica de la comunidad de artrópodos asociados a *Larrea* (Zygophyllaceae). Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. La Plata, Universidad Nacional de La Plata.

Díaz M., J. C. Illera, y J. C. Atienza. 1998. Food resource matching by foraging tits *Parus* spp. during spring-summer in a Mediterranean mixed forest; evidence for an ideal free distribution. *Ibis* 140: 654-660.

Dobbs R. C. y T. E. Martin. 1998. Variation in foraging behavior among nesting stages of female red-faced warblers. *Condor* 100: 741–745.

Dobbs R. C., T. C. Sillett, N. L. Rodenhouse y R. T. Holmes. 2007. Population density affects foraging behavior of male Black-throated Blue Warblers during the breeding season. *J. Field Ornithol.* 78: 133-139.

Eckhardt R. C. 1979. The adaptative syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains. *Ecological Monographs* 49 (2):129-149.

Engilis, Jr. A. y D. A. Kelt. 2009. Foraging behavior of the Tufted Tit-tyrant in semiarid North Central Chile. *Wilson J. Ornithol.* 121: 585–592.

Engelis Jr. A. y D. A. Kelt. 2011. Foraging behavior of plain-mantled tit-spinetail (*Leptasthenura aegithaloides*) in semiarid matorral, north-central Chile. *Ornitologia Neotropical* 22: 247-256.

Exnerová A., P. Stys, A. Kristín, O. Volf y M. Pudil. 2003. Birds as predators of true bugs (Heteroptera) in different hábitats. *Biologia (Bratislava)* 58 (2): 253-264.

Fitzpatrick J. W. 1980. Foraging behavior of Neotropical Tyrant Flycatchers. *Condor* 82: 43-57.

Fitzpatrick J. W. 1985. Form, foraging behavior, and adaptive radiation in the Tyrannidae. *Omithological Monographs* 36: 447-470.

Fitzpatrick J. W. 2004. *Stigmatura budytoides*. Plate 21. Pp. 294-295 en: del Hoyo, J., A. Elliott, y D. A. Christie (editors), Handbook of the Birds of the World. Vol. 9. Cotingas to Pipits and Wagtails. Lynx Edicions, Barcelona.

Ford H. A., L. Huddy y H. Bell. 1990. Seasonal changes in foraging behavior of three passerines in australian eucalyptus woodland. *Studies in Avian Biology* 13: 245-253.

Forstmeier W. y A. Keßler. 2001. Morphology and foraging behaviour of Siberian *Phylloscopus* warblers. *Journal of Avian Biology* 32: 127-138.

Gabbe A. P., S. K. Robinson y J. D. Brawn. 2002. Tree-species preferences of foraging insectivorous birds: Implications for floodplain forest restoration. *Conservation Biology* 16: 462-470.

Gendron R. P. 1982. The foraging behavior of bobwhite quail searching for cryptic prey. Ph.D. diss. Duke University.

Gendron R. P. y J. E. R. Staddon. 1983. Searching for cryptic prey: the effect of search rate. *The American Naturalist* 121(2): 172-186.

Ghosh M., P. Singh y D. Mohan. 2011. Seasonal variation in foraging ecology of three species of overwintering Leaf Warblers (genus *Phylloscopus*) in the Himalayan foothills. *Journal of Ornithology* 152: 869–877.

Goss-Custard J. D. 1977. Optimal foraging and the size selection of worms by redshank, *Tringa totanus*, in the field. *Animal Behavior* 25: 10-29.

Greenberg R. 1990. Ecological plasticity, neophobia, and resource use in birds *Studies in Avian Biology* 13: 431-437.

Greenberg R., P. Bichier, A. C. Angon, C. Mac Vean, R. Perez, y E. Cano. 2000. The impact of avian insectivory on arthropods and leaf damage in some Guatemalan coffee plantations. *Ecology* 81: 1750-1755.

Greenberg R. y P. Bichier. 2005. Determinants of tree species preference of birds in oak-acacia woodlands of Central America. *Journal of Tropical Ecology* 21: 57-66.

Harris G. 1998. A Guide to the Birds and Mammals of Coastal Patagonia. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Hejl S. J., J. Verner y G. W. Bell. 1990. Sequential versus initial observations in studies of avian foraging. *Studies in Avian Biology* 13: 166–173.

Herzog S., y J. Mazar Barnett. 2004. On the validity and confused identity of *Serpophaga griseiceps* Berlioz 1959 (Tyrannidae). *Auk* 121: 415-421.

Hino T., A. Unno y S. Nakano. 2002. Prey distribution and foraging preference for tits. *Ornithol. Sci*. 1: 81-87.

Hódar J. A. 1996. The use of regression equations for estimation of arthropod biomass in ecological studies. *Acta Oecologica* 17(5): 421-433.

Holmes R. T. 1990. Food resource availability and use in forest bird communities: A comparative view and critique. *Biogeography and ecology of forest bird communities.* A. Keast. The Netherlands, SPB Academic Publishing bv.: 387-393.

Holmes R. T. 2011. Avian population and community processes in forest ecosystems: Long-term research in the Hubbard Brook Experimental Forest. *Forest Ecology and Management* 262: 20-32.

Holmes R. T. y H. F. Recher. 1986. Determinants of guild structure in forest bird communities: an intercontinental comparison. *Condor* 88: 427-439.

Holmes R. T. y S. K. Robinson. 1981. Tree species preferences of foraging insectivorous birds in a Northern Hardwoods Forest. *Oecologia* 48: 31-35.

Holmes R. T. y S. K. Robinson. 1988. Spatial patterns, foraging tactics, and diets of ground-foraging birds in a northern hardwoods forest. *Wilson Bull*. 100: 377-394.

Holmes R. T. y J. C. Schultz. 1988. Food availability for forest birds: effects of prey distribution and abundance of birds foraging. *Can. J. Zool*. 66: 720-728.

Hutto R. H. 1985. Seasonal changes in the habitat distribution of transient insectivorous birds in southeastern Arizona: competition mediated? *Auk* 102, 120–132.

Hutto R. L. 1990. Measuring the availability of food resources. *Studies in Avian Biology* 13: 20–28.

Jahn A. E., J. Levey, J. E. Johnson, A. M. Mamani y S. E. Davis. 2006. Towards a mechanistic interpretation of bird migration in South America. *Hornero* 21 (2): 99-108.

Jahn A. E., D. J. Levey, A. M. Mamani, M. Saldías, A. Alcoba, M. J. Ledezma, B. Flores, J. Q. Vidoz, y F. Hilarion. 2010. Seasonal differences in rainfall, food availability, and the foraging behavior of Tropical Kingbirds in the southern Amazon Basin. *Journal of Field Ornithology* 81: 340-348.

Jaramillo A. 2011. *Poospiza torquata*. Plate 60. Pp. 626-627 en: J. del Hoyo, A. Elliott, y D.A. Christie (editors), Handbook of the birds of the world. Volume 16. Tanagers to New World blackbirds. Lynx Edicions, Barcelona.

Johnson D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61: 65-71.

Johnson M. D. 2000. Evaluation of an arthropod sampling technique for measuring food availability for forest insectivorous birds. *J. Field Ornithol.* 71(1): 88-109.

Johnson C. R. y C. A. Field. 1993. Using fixed-effects model multivariate analysis of variance in marine biology and ecology. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev*. 31: 177-221.

Johnson M. D. y A. M. Strong. 2000. Length-weight relationships of Jamaican arthropods. *Entomological news* 111(4): 270-281.

Johnson M. D. y T. W. Sherry. 2001. Effects of food availability on the distribution of migratory warblers among habitats in Jamaica, West Indies. *Journal of Animal Ecology* 70: 546-560.

Jones J. 2001. Habitat selection studies in Avian Ecology: a critical review. *Auk* 118: 557-562.

Karr J. R. y R. R. Roth. 1971. Vegetation structure and avian diversity in several new world areas. *Amer. Natur.* 105: 423-435.

Klopfer P. H. 1967. Behavioral stereotypy in birds. *Wilson Bull.* 79: 290-300.

Kuwae T., E. Miyoshi, S. Sassa y Y. Watabe. 2010. Foraging mode shift in varying environmental conditions by dunlin Calidris alpina. *Marine Ecology Progress Series* 406: 281-289.

Lacoretz M., M.C. Sagario y V. C. Cueto. 2012. Habitat selection by the Pale-breasted Spinetail (*Synallaxis albescens*) at multiple spatial scales in the central Monte Desert, Argentina. *Emu* 112: 162–166.

Lee P. y J. T. Rotenberry. 2005. Relationships between bird species and tree species assemblages in forested habitats of eastern North America. *Journal of Biogeography* 32: 1139–1150.

Leisler B, 1990. Selection and use of habitat of wintering migrants. Pp: 156–174. En: *Bird migration* (Gwinner E, ed). Berlin: Springer Verlag.

Leisler B, 1992. Habitat selection and co-existence of migrants and Afrotropical residents. *Ibis* 134(1): 77–82.

Littell R. C., G. A. Milliken, W. W. Stroup y R. D. Wolfinger. 1996. SAS System for Mixed Models. SAS Institute Inc., Cary NC.

Lloyd, H. 2008. Foraging ecology of high Andean insectivorous birds in remnant *Polylepis* forest patches. *The Wilson Journal of Ornithology* 120: 531–544.

Lopez de Casenave J. 2001. Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del Monte. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

Lopez de Casenave J., V. R. Cueto y L. Marone. 2008. Seasonal dynamics of guild structure in a bird assemblage of the central Monte desert. *Basic and Applied Ecology* 9: 78-90.

Lovette I. R. y R. T. Holmes. 1995. Foraging behavior of American Redstarts in breeding and wintering habitats: implications for relative food availability. *Condor* 97: 782-791.

Lyons J. E. 2005. Habitat-specific foraging of Prothonotary Warblers: deducing habitat quality. *Condor* 107: 41-49.

Mangeau A. y M. Videla. 2005. En busca de la independencia perdida: la utilización de Modelos Lineales Generalizados Mixtos en pruebas de preferencia. *Ecología Austral* 15: 199-206.

Manly B. F. J., L. L. Mc Donald y D. L. Thomas. 1993. Introduction to the resource selection studies. Pp. 1-13 en: *Resource selection by animals*. Chapman & Hall.

Mansor M. S. y S. A. Mohd Sah. 2012. Foraging patterns reveal niche separation in tropical insectivorous birds. *Acta Ornithologica* 47: 27–36.

Mares M. A., J. Morello y G. Goldstein. 1985. The Monte Desert and other subtropical semi.arid biomes of Argentina, with comments on their relation to North American arid areas. Pp. 203-237 en: *Hot deserts and arid shrublands*, Evenari M., I. Noy-Meir y D. W. Goodall (eds). Elsevier, Amsterdam.

Marini M. A. y R. B. Cavalcanti. 1993. Habitat and foraging substrate use of three *Basileuterus* Warblers from Central Brazil. *Ornitologia Neotropical* 4:69-76.

Marone L. 1991. Habitat features affecting bird spatial distribution in the Monte Desert, Argentina. *Ecología Austral* 1: 77-86.

Marone L. 1992a. Seasonal and year-to-year fluctuations of bird populations and guilds in the Monte desert, Argentina. *Journal Field Ornithologic* 63: 294-308.

Marone L. 1992b. Estatus de residencia y categorización trófica de las especies de aves en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán, Mendoza. *Hornero* 13: 207-210.

Marquis R. J. y C. J. Whelan. 1994. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* 75: 2007-2014.

Martin T. E.y J. R. Karr. 1990. Behavioral plasticity of foraging maneuvers of migratory warblers: multiple selection periods for niches. *Studies in avian Biology* 13: 353-359.

Maurer B. A. 1985. Avian community dynamics in desert grasslands: observational scale and hierarchial structure. *Ecol. Monogr*. 55: 295-312.

Maurer B. A. y R. C. Whitmore. 1981. Foraging of five bird species in two forests with different vegetation structure. *Wilson Bull*. 93:478-490.

Mazía N. C., T. Kitzberger y E. J. Chaneton. 2004. Interannual changes in folivory and bird insectivory along a natural productivity gradient in northern Patagonian forests. *Ecography* 27: 29-40.

Mezquida E. T. 2002. Nidificación de ocho especies de Tyrannidae en la Reserva de Ñacuñán, Mendoza, Argentina. *Hornero* 17: 31–40.

Mezquida E. T. 2003. La reproducción de cinco especies de Emberizidae y Fringillidae en la Reserva de Ñacuñán, Argentina. *Hornero* 18: 13-20.

Mezquida E. T. 2004. Nest site selection and nesting success of five species of passerines in a South American open *Prosopis* woodland. *Journal of Ornithology* 145: 16–22.

Mezquida E. T. y L. Marone. 2000. Breeding biology of Gray-crowned Tyrannulet in the Monte desert, Argentina. *Condor* 102: 205–210.

Miles D. B. 1990. The importance of consequences of temporal variation in avian foraging behavior. *Studies in avian Biology* 13: 210-217.

Milesi F. A., J. Lopez de Casenave y V. R. Cueto. 2008. Selection of foraging sites by desert granivorous birds: vegetation structure, seed availability, species-specific foraging tactics, and spatial scale. *Auk* 125: 473–484.

Mills A. M. 2007. Foraging segregation in a breeding bird guild declines following nesting. *Can. J. Zool.* 85:141-150.

Moermond T. C. 1990. A functional approach to foraging: morphology, behavior, and the capacity to exploit. *Studies in Avian Biology* 13: 427-430.

Morello J. 1958. La Provincia Fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana* 2:1-155.

Moreno E. y L. M. Carrascal. 1993. Leg morphology and feeding postures in our *Parus* species: An experimental ecomorphological pproach. *Ecology* 74: 2037-2044.

Morrison D.F. 1976. Multivariate Statistical Methods. 2nd Ed., New York: McGraw-Hill Book Co.

Morrison M. L. 1984. Influence of sample size and sampling design on analysis of avian foraging behavior. *Condor* 86: 146-150.

Morse D. H. 1980. Behavioral mechanisms in ecology. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA.

Morse D. H. 1990. Food exploitation by birds: some current problems and future goals. *Studies in Avian Biology* 13: 134-143.

Nilson T. 1999. Inversion of gap frequency data in forest stands. *Agricultural and Forest Meteorology* 98–99: 437–448.

Ordano M. 1998. Presencia de la Calandrita (*Stigmatura budytoides*) en Formosa, Argentina. *Nuestras Aves* 38:13.

Orians G. H., R.G. Cates, M. A. Mares, J. Neff, D. F. Rhoades, M. L. Rosenzweig, B. B. Simpson y C. S. Tomoff. 1977. Resource utilization systems. Pp: 164-244. En: G.H. Orians and O.T. Solbrig (eds.). *Convergent evolution in warm deserts*. United States/ International Biological Program Synthesis Series 3. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, USA.

Oyugi J. O., J. S. Brown, y C. J. Whelan. 2012. Foraging behavior and coexistence of two sunbird species in a Kenyan woodland. Biotropica 44 (2): 262-269.

Park C. 2005. Tree species preference and inter-specific difference of foraging maneuver, trees and location among four canopy-dwelling birds at high-elevation temperate deciduous forest in Mt. Jumbongsan. *Integrative Biosciences* 9: 41-46.

Park C., T. Hino, y H. Itô. 2008. Prey distribution, foliage structure, and foraging behavior of insectivorous birds in two oak species (*Quercus serrat*a and *Q. variabilis*). *Ecological Research* 23: 1015-1023.

Parrish J. D. 1995. Experimental evidence for intrinsic microhabitat preferences in the Black-throated Green Warbler. *Condor* 97: 935-943.

Petit D. R., K. E. Petit y L. J. Petit. 1990. Geographic variation in foraging ecology of North American insectivorous birds. *Studies in avian Biology* 13: 254-263.

Pienkowski M. W. 1983. Changes in the foraging pattern of plovers in relation to environmental factors. *Animal Behaviour* 31: 244–264.

Pinheiro J. C. y D. M. Bates. 2000. Mixed-effects models in S and S-PLUS. Springer.

Polis G. A. 1991. Desert communities: an overview of patterns and processes. Pp. 1-26 en: *The ecology of desert communities*. Polis G. A. (ed). University of Arizona Press, Tucson.

Quinn G. P. y Keough M. J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge.

Raley C. M. y S. H. Anderson. 1990. Availability and use of arthropod food resources by Wilson's Warblers and Lincoln's Sparrows in southeastern Wyoming. *Condor* 92:141–150.

Raitt R. J. y S. L. Pimm. 1976. Dynamics of bird communities in the Chihuahuan desert, New Mexico. *Condor* 78: 427-442.

Recher H. F., J. D. Majer y S. Ganesh. 1996. Eucalypts, arthropods and birds: on the relation between foliar nutrients and species richness. *Forest Ecology and Management* 85: 177-195.

Remsen Jr. J. V. y M. A. Traylor Jr. 1989. An anotated list of birds of Bolivia, Buteo Book, Vermilion. S.D. pp 1-57.

Remsen Jr. J. V. y S.K. Robinson. 1990. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. *Studies in Avian Biology* 13: 144-160.

Remsen Jr. J. V., C. D. Cadena, A. Jaramillo, M. Nores, J. F. Pacheco, J. Pérez-Emán, M. B. Robbins, F. G. Stiles, D. F. Stotz y K. J. Zimmer. 2013. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. Disponible en: http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/saccbaseline.html (visitada 2013).

Rhoades D. F. 1977. The antiherbivore chemistry of *Larrea.* Pp. 135–175, en: T. J. Mabry, J. H. Hunziker, y D. R. DiFeo Jr. (eds.). *Creosote Bush: Biology and Chemistry of Larrea in New World Deserts.* Hutchinson and Ross, Stroudsberg, PA.

Ridgely R. S y G. Tudor. 1994. The birds of South America. Vol. II. The Suboscine passerines. Univ. of Texas Press. Austin, Texas.

Robinson S. K. y R. T. Holmes. 1982. Foraging behavior of forest birds: the relationships among search tactics, diet, and habitat structure. *Ecology* 63: 1918-1931.

Robinson S. K. y R. T. Holmes. 1984. Effects of plant species and foliage structure on the foraging behavior of forest birds. *Auk* 101: 672-684.

Rogers L. E., R. L. Buschom y C. R. Watson. 1977. Length-weight relationships of shrub-steppe invertebrates. *Ann. Entomol. Soc. Amer*. 70: 51-53.

Roig F. A. 1971. Flora y vegetación de la Reserva Forestal de Ñacuñán. *Deserta* 1: 21-239.

Roscoe J. T. y J. A. Byars. 1971. An Investigation of the Restraints with Respect to Sample Size Commonly Imposed on the Use of the Chi-Square Statistic. *Journal of the American Statistical Association* 66: 755-759.

Rotenberry J. T. 1985. The role of habitat in avian community composition: physiognomy or floristics? *Oecologia* 67, 213–217.

Sabo S. y R. T. Holmes. 1983. Foraging niches and the structure of forest bird communities in contrasting montane habitats. *Condor* 85: 121-138.

Sagario M.C. 2011. Limitación poblacional de las aves granívoras en la porción central del desierto del Monte. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires. Argentina.

Sagario M. C., V. R. Cueto y J. Lopez de Casenave. 2014. Movement patterns of three species of sparrows in the central Monte desert: differences between and within species. *Emu* 114: 268-276.

Sánchez R. y P. G. Blendinger. 2014. Trophic ecology of the Ringed Warbling-Finch (*Poospiza torquata*) in Neotropical semi-arid scrublands. *Emu* 114: 229–233.

Sakai H. F. y B. R. Noon. 1990. Variation the foraging behavior of two flycatcher: associations with stage breeding cycle. Studies in Avian Biology 13: 237–244.

Salewski V., F. Bairlein y B. Leisler. 2003. Niche partitioning of two Paleartic passerine migrants with Afrotropical residents in their West African winter quarters. *Behavioral Ecology* 14: 493-502.

Salewski V. y P. Jones. 2006. Palearctic passerines in Afrotropical environments: a review. Pp: 192-201. En: *Journal of Ornithology.* Springer Berlin / Heidelberg.

Sánchez R. y P. G. Blendinger. 2014. Trophic ecology of the Ringed Warbling-Finch (*Poospiza torquata*) in Neotropical semi-arid scrublands. *Emu* 114: 229–233.

Schmidt K. A. 1998. The consequences of partially directed search effort. *Evolutionary Ecology* 12: 263-277.

Schoener T. W. 1980. Length-weight regressions in tropical and temperate forest-understory insects. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 73: 106-109.

Seely N. K. y G. N. Louw. 1980. First approximation of the effect of rainfall on the ecology and energetics of a Namib desert dune ecosystem. *Journal of Arid Environments* 3: 25-54.

Sekercioglu Ç. H. 2006. Ecological significance of bird populations. *in* Handbook of the birds of the world, vol. 11.

Smith K. G. 1982. Drought-induced changes in avian community structure along a montane sere. *Ecology* 63: 952-961.

Smith K. G. y J. T. Rotenberry. 1990. Quantifying food resources in avian studies: present problems and future needs. *Studies in Avian Biology* 13: 3-5.

Sodhi N. S. y C. A. Paszkowski. 1995. Habitat use and foraging behavior of four parulid warblers in a second-growth forest. *J. Field Ornithol.* 66:277-288.

Stephens D. W. y J. R. Krebs. 1986. Foraging theory. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.

Straneck R. J. 1993. Aportes para la unificación de *Serpophaga subcristata* y *Serpophaga munda*, y la revalidación de *Serpophaga griseiceps*. (Aves: Tyrannidae). *Rev. Mus. Arg. Cs. Nat. Zool.* 15: 51-63.

Straneck R. J. 2007. Una nueva especie de *Serpophaga* (Aves: Tyrannidae). Revista FAVE- Ciencias Veterinarias 6: 31-42.

Szaro R. C., J. D. Brawn y R. P. Balda. 1990. Yearly variation in resource-use behavior by ponderosa pine forest birds. *Studies in Avian Biology* 13: 226-236.

Tebbich S., M. Taborsky, F. Birgit, M. Dvorak, y H. Winkler. 2004. Feeding behavior of four arboreal Darwin's Finches: adaptations to spatial and seasonal variability. *Condor* 106: 95-105.

Thomas R. J. y E. J. Taylor. 1990. Study designs and tests for comparing resource use and availability. *Journal of Wildlife Management* 54: 322-330.

Unno A. 2002. Tree species preferences of insectivorous birds in a Japanese deciduous forest: the effect of different foraging techniques and seasonal change of food resources. *Ornithol. Sci.* 1: 133-142.

Van Bael S. A., S. M. Philpott, R. Greenberg, P. Bichier, N. A. Barber, K. A. Mooney y D. S. Gruner. 2008. Birds as predators in tropical agroforestry systems. *Ecology* 89: 928-934.

Villagra P. E., G. E. Defossé, H. F. Del Valle, M. S. Tabeni, M. Rostagno, E. Cesca y E. M. Abraham. 2009. Land use and disturbance effects on the dynamics of natural ecosystems of the Monte Desert. Implications for their management. *Journal of Arid Environments* 73: 202-211.

Vonshak M., T. Dayan y N. Kronfeld-Schor. 2009. Arthropods as a prey resource: Patterns of diel, seasonal, and spatial availability. *Journal of Arid Environments* 73: 458-462.

Ward D. 2009. The *Biology of Deserts*. Oxford University Press Inc., New York.

Whelan C. J. 1989. Avian foliage structure preferences for foraging and the effect of prey biomass. *Animal Behaviour* 38: 839-846.

Whelan C. J. 2001. Foliage structure influences foraging of insectivorous forest birds: an experimental study. *Ecology* 82: 219-231.

Whelan C. J., D. G. Wenny y R. J. Marquis. 2008. Ecosystem Services Provided by Birds. Ann. N.Y. Acad. Sci. 1134: 25–60.

Whitford W. G. 2002. *Ecology of desert systems*. Academic Press, San Diego.

Whitford W. G. y F. M. Creusere. 1977. Seasonal and yearly fluctuations in Chihuahuan Desert lizard communities. *Herpetologica* 33: 54-65.

Wiens J. A. 1989. The ecology of the birds communities. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Wiens J. A. 1991. The Ecology of Desert Birds. En: G. A. Polis, editor. The Ecology of Desert Communities. Univ. Arizona Press, Tucson.

Wiens J. A., B. Van Horne y J. T. Rotenberry. 1987. Temporal and spatial variations in the behavior of shrubsteppe birds. *Oecologia* 73:60-70.

Wiens J. A., R. G. Cates, J. T. Rotenberry, N. Cobb, B. Van Horne, y R. A. Redak. 1991. Arthropod dynamics on Sagebrush (*Artemisa tridentata*): effects of plant chemistry and avian predation. *Ecological Monographs* 61: 299-321.

Wolda H. 1990. Food availability for an insectivore and how to measure it. *Studies in Avian Biology* 13: 38-43.

Ydenberg R. C., J. S. Brown y D. W. Stephens. 2007. Foraging: an overview. Pp. 1–28, en: Stephens, D. W., Brown, J. S. and Ydenberg, R. C. (eds). *Foraging: behavior and ecology*. Univ. of Chicago Press.

Zach R. y J. B. Falls. 1979. Foraging and territoriality of male Ovenbirds (Aves: Parulidae) in a heterogeneous environment. *Journal of Animal Ecology* 48:33–52.

Zar J. H. 1996. Biostatistical analysis (3ª edición). Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

Zuur A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev y G. M. Smith. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer Science/Business Media.