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 de Grado

Remoción de semillas por aves en campos pastoreados del Monte Central: su relación con la intensidad del pastoreo y la vegetación

Sabio, María de las Nieves

2017

Este documento forma parte de las colecciones digitales de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en bibliotecadigital.exactas.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

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

Cita tipo APA:
Sabio, María de las Nieves. (2017). Remoción de semillas por aves en campos pastoreados del Monte Central: su relación con la intensidad del pastoreo y la vegetación. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
https://hdl.handle.net/20.500.12110/seminario_nBIO001616_Sabio

Cita tipo Chicago:
Sabio, María de las Nieves. "Remoción de semillas por aves en campos pastoreados del Monte Central: su relación con la intensidad del pastoreo y la vegetación". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2017.
https://hdl.handle.net/20.500.12110/seminario_nBIO001616_Sabio

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. **Contacto:** bibliotecadigital.exactas.uba.ar
Intendente Güiraldes 2160 - C1428EGA - Tel. (++54 +11) 4789-9293

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA, GENÉTICA Y EVOLUCIÓN

Remoción de semillas por aves en campos pastoreados del Monte central: su relación con la intensidad de pastoreo y la vegetación

María de las Nieves Sabio

Directora: Dra. María Cecilia Sagario
Director Asistente: Dr. Fernando A. Milesi

Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto
(ECODES)

Tesis de Licenciatura

Noviembre 2017

…a mi mamá, mi hermana y a Javier.

… a la memoria de mi papá.

Índice

Resumen **1**

Introducción **2**

El caso del desierto del Monte central 3

Objetivo 4

Hipótesis y predicciones 5

Sobre el componente de exploración: 5

Sobre el componente de explotación: 6

Materiales y Métodos **8**

Área de estudio 8

Diseño experimental 9

Exploración de sitios de alimentación 10

Explotación de sitios de alimentación 12

Características del entorno a los puntos de alimentación 14

Abundancia y composición del gremio de aves 14

Abundancia del recurso (semilla) 14

Estructura de la vegetación leñosa 15

Análisis de datos 15

Uso de los sitios de alimentación: exploración y explotación 15

Características del entorno a los sitios de alimentación: 16

Componente de exploración: 16

Componente de explotación: 17

Resultados **18**

Uso de los sitios de alimentación: exploración y explotación 18

Características del entorno: 20

Componente de exploración: 21

Componente de explotación: 23

Discusión **25**

Bibliografía **31**

Agradecimientos **36**

Resumen

Las semillas son una etapa crucial de la dinámica de la vegetación en zonas áridas y un recurso alimenticio para los organismos granívoros. El objetivo de esta Tesis fue evaluar modificaciones en la actividad de consumo de semillas por las aves granívoras en respuesta a su abundancia y la de sus recursos (asociada a cambios antrópicos vinculados al pastoreo por ganado doméstico) y a modificaciones de la estructura de la vegetación. Se hipotetizó que existen modificaciones en la exploración y en la explotación de semillas por las aves granívoras en función de su abundancia, de la abundancia de sus recursos (semillas) y de las características de la vegetación (accesibilidad y refugio) en los puntos de alimentación. Se trabajó en el desierto del Monte central, en General Alvear (Mendoza, Argentina) durante el invierno, cuando las semillas son más fuertemente consumidas por las aves. La remoción de semillas de los dispositivos experimentales fue en general baja y, quizás en consecuencia, las asociaciones encontradas entre las variables medidas no fueron muy fuertes. No se hallaron diferencias en la proporción de puntos visitados en suelo desnudo o bajo la cobertura de arbustos. Los resultados sugieren que la exploración de los puntos de alimentación varía positivamente en asociación a la abundancia de aves, la cobertura arbórea y negativamente con la cobertura arbustiva baja. La explotación, por su parte, varía positivamente con la calidad de los pastos y la cobertura arbórea. Un análisis del consumo relativizado a la abundancia de aves reveló que la exploración individual disminuye cuando la cobertura de pastos es menor (i.e., peor calidad en el entorno del punto). En conjunto, estos resultados aportan evidencia de un aumento en la intensidad de remoción de semillas en sitios donde la abundancia de aves, la calidad de semillas y la cobertura leñosa alta son mayores. A su vez no se observaron micrositios seguros para las semillas y su vulnerabilidad se mantuvo alta aún en ambientes de baja calidad donde varían simultáneamente la abundancia de aves y su uso del espacio. La explotación preferencial de las aves granívoras en puntos con entornos de mayor calidad podría llevar a una homogeneización de la abundancia de semillas en el ambiente y limitaría el reclutamiento de las plantas con semillas preferidas por las aves.

Introducción

En las zonas áridas y semiáridas, las semillas constituyen la fuente primordial para la renovación de la vegetación luego de periodos secos estacionales o extraordinarios. A su vez, debido a su relativa estabilidad y abundancia en el ambiente, son un recurso alimenticio valioso para diversos taxa, como aves, roedores y hormigas. En consecuencia, no es raro encontrar fuertes efectos ecológicos recíprocos entre los animales granívoros y las semillas o las plantas que las producen. En el caso de las aves granívoras, por ejemplo, su uso del espacio y abundancia pueden estar condicionados por la distribución y abundancia de las semillas (efecto "desde abajo" o *bottom-up*; desde las semillas hacia las aves). Este efecto ha sido descripto en diversos trabajos realizados en zonas áridas y semiáridas, como el desierto de Chihuahua y el de Sonora, al sur-oeste de EEUU (Raitt y Pimm 1976, Brown et al. 1986) y en el sur de África (Dean y Milton 2001), donde los cambios en la riqueza y la abundancia de aves granívoras están sujetos a cambios en la abundancia de semillas. En el desierto del Monte central, en Argentina, también se mostró que la abundancia de aves granívoras está asociada a cambios en la abundancia y disponibilidad de semillas, particularmente de gramíneas (Marone 1992, Blendinger y Ojeda 2001, Gonnet 2001, Lopez de Casenave 2001). Por otro lado, las aves pueden tener un efecto sobre la abundancia y distribución espacial de la vegetación como consecuencia de su preferencia por ciertas semillas o ciertos lugares en los que alimentarse (efecto "desde arriba" o *top-down*; desde las aves hacia las semillas). En varios desiertos de América, el consumo de semillas por animales granívoros afecta fuertemente la abundancia y composición local de las plantas (e.g., Guo et al. 1995, Meserve et al. 2003). En el desierto del Monte central también se ha sugerido un efecto "desde arriba" porque las preferencias marcadas de las aves por las semillas de gramíneas medianas y grandes producen una reducción notable de su abundancia en el banco de semillas debido al consumo otoño-invernal (Cueto et al. 2006b, Marone et al. 2008). Esto podría ser irrelevante a escala de ambiente ya que el número de semillas de pastos que aún quedan disponibles luego del consumo es mucho mayor al que potencialmente germina y podría establecerse (Marone et al. 2008). Sin embargo, debido a la gran heterogeneidad espacial del banco de semillas a escalas pequeñas (determinada por los factores abióticos que dominan su dispersión

primaria y secundaria), el consumo de semillas podría afectar el establecimiento de pastos, en particular en ambientes y microhábitats donde las semillas son menos abundantes y bajo condiciones ambientales relativamente benignas (Andrade 2016), regulando la abundancia y distribución de los pastos en el desierto del Monte.

El consumo posdispersivo de semillas de plantas herbáceas por las aves granívoras puede separarse en dos componentes: los puntos del espacio o sitios que son visitados para buscar semillas (exploración), y la cantidad y tipo de semillas que se consumen en esos puntos visitados (explotación) (Hulme 1994). Cualquiera de esos componentes, y aquellos factores que los modifiquen, tiene el potencial de afectar al banco de semillas y, con ello, a la comunidad de plantas (Cueto et al. 2006b, Milesi 2006, Marone et al. 2008). Los principales costos y beneficios de la elección de ciertos puntos para alimentarse a escala de parche o microhábitat están determinados por factores como la disponibilidad de alimento, la eficiencia de forrajeo, la vulnerabilidad ante los predadores y el microclima (Wiens et al. 1985, Kohlmann y Risenhoover 1996, Meyer y Valone 1999, Walther y Gosler 2001, Milesi y Marone 2015). En los desiertos, estos factores suelen estar asociados entre sí, con la abundancia de alimento y con la cobertura de la vegetación (Brown 1989, Milesi 2006, Tellez-Farfán y Sánchez 2016).

El caso del desierto del Monte central

La relación estrecha entre las aves y la vegetación es ampliamente reconocida: la vegetación brinda a la mayoría de las aves sitios donde refugiarse, realizar despliegues territoriales, construir nidos y alimentarse (Jones 2001). Las perturbaciones antrópicas más habituales en el desierto del Monte central modifican la vegetación: el sobrepastoreo por ganado doméstico, que afecta especialmente a los pastos, usualmente está asociado a la extracción de madera mediante la tala selectiva de algarrobos (Guevara et al. 1997). La presencia de algarrobos parece influir sobre la selección de sitios de alimentación y el establecimiento de los territorios de las aves granívoras en la Reserva de Biosfera de Ñacuñán (Milesi 2006, Sagario 2011). Una baja cobertura de algarrobos podría tener efectos tanto numéricos como comportamentales en estas aves, y esto podría reflejarse en una disminución de la exploración y/o explotación de los sitios con estructuras de vegetación más simples, puesto que la percepción del riesgo de predación suele aumentar con la distancia a los

sitios usados como refugio (Walther y Gosler 2001, Brown y Kotler 2004, Schmidt et al. 2010). Similares efectos sobre las aves podrían esperarse en relación al pastoreo por animales domésticos. El ganado vacuno selecciona ciertas especies de gramíneas para su consumo, afectando diferencialmente su demografía (Guevara et al. 2001). El pastoreo sostenido, incluso con cargas moderadas, se asocia en esta región con una disminución de la cobertura del estrato de gramíneas (Milesi et al. 2002, Pol et al. 2014). Se ha mostrado que la disponibilidad de semillas puede disminuir marcadamente en áreas pastoreadas por períodos largos respecto a áreas libres de presión de ganado (Gonnet 2001, Pol et al. 2014, pero ver Andrade 2016). Como ya se mencionó, la abundancia de algunas especies de aves granívoras está asociada a los cambios en la abundancia de las semillas debido a que constituyen el grueso de su dieta invernal (Marone 1992, Lopez de Casenave 2001, Cueto et al. 2011, Sagario 2011, Sagario et al. 2014). En particular, las semillas de gramíneas representan más del 80% de las semillas que consumen las aves (Marone et al. 2008). También se propuso que la supervivencia, la productividad y el tamaño de los territorios de las aves granívoras se relacionan con la abundancia de semillas (Sagario 2011). Es esperable que, de existir una respuesta numérica y/o comportamental de las aves a las variaciones en abundancia de las semillas, ésta se vea reflejada en una menor frecuencia e intensidad de uso de sitios de alimentación en los ambientes pastoreados (i.e., con menor abundancia de semillas).

Objetivo

La remoción de semillas por aves granívoras es una medida de la intensidad con que utilizan un cierto ambiente para alimentarse. La comparación de la remoción de semillas por aves entre ambientes con mayor o menor abundancia de gramíneas debido al pastoreo por ganado bovino o entre ambientes con diferente estructura de la vegetación leñosa permite entender la relevancia de la heterogeneidad a esa escala sobre el uso de sus hábitats. A partir de allí, puede inferirse también cómo variará su impacto sobre los bancos de semillas y la comunidad de plantas en función de los factores determinantes de la heterogeneidad espacial. El objetivo general de esta Tesis es evaluar modificaciones en la actividad de consumo de semillas por las aves granívoras en respuesta a su abundancia, a la de sus recursos (asociada a cambios

antrópicos vinculados al pastoreo por ganado vacuno) y a modificaciones de la estructura de la vegetación en el desierto del Monte central.

Hipótesis y predicciones

En función del objetivo se evaluó la relación de los dos componentes de la remoción de semillas (exploración y explotación) con las variables antes mencionadas bajo las siguientes hipótesis y predicciones:

Sobre el componente de exploración:

La exploración de sitios de alimentación por los consumidores granívoros se puede medir como la cantidad o la proporción de puntos en un área que son visitados buscando semillas en un cierto período de tiempo. Que un punto en particular sea visitado depende, entre otras cosas, de la cantidad de consumidores que haya en el área buscando semillas (Hulme 1994, Reed et al. 2005) de cuán intensamente es recorrida el área por cada consumidor (Simon 1975, Enoksson y Nilsson 1983) y del rango de condiciones (a distintas escalas) en los puntos de alimentación que cada consumidor abarca o tolera, incluyendo su grado de accesibilidad (Schluter 1988, Milesi y Marone 2015)

Hipótesis 1. La probabilidad de que un punto sea explorado en un cierto período de tiempo aumenta con la cantidad de consumidores buscando semillas en el área.

(P1) *La proporción de puntos visitados en un cierto período de tiempo se relacionará de manera directa con la abundancia de aves granívoras en el área.*

Hipótesis 2: Dada una cierta cantidad de consumidores, la probabilidad de que un punto sea explorado aumenta al disminuir la calidad del entorno del punto, ya que el número de puntos visitados (i.e., el área recorrida) por cada consumidor debe ser mayor para cubrir sus requerimientos energéticos.

(P2) *La proporción de puntos visitados en un cierto período de tiempo por cada consumidor (i.e., exploración per cápita) se relacionará de manera inversa con indicadores de abundancia de alimento (e.g., carga ganadera, calidad y cantidad de semillas)*.

Hipótesis 3: La probabilidad de que un punto sea explorado aumenta al disminuir el riesgo de predación percibido por el consumidor. En el caso de las aves granívoras pequeñas, la percepción del riesgo de predación se vincula estrechamente con la vegetación leñosa: los árboles altos actúan como sitios de detección de predadores y sitios de escape, y los arbustos bajos como obstrucción visual de predadores aéreos y posible refugio de predadores terrestres.

(P3. a) *La proporción de puntos visitados en un cierto período de tiempo se relacionará de manera directa con la abundancia de algarrobos.*

(P3. b) *La proporción de puntos visitados en un cierto período de tiempo se relacionará de manera inversa con la abundancia de arbustos bajos*.

Sobre el componente de explotación:

De acuerdo a la Teoría de forrajeo óptimo (Pyke 1984, Stephens y Krebs 1986) la regla de decisión dominante en un ave granívora posdispersiva (i.e., que busca y consume semillas dispersas en el suelo) debería ser la de permanecer en un parche de alimentación hasta que el beneficio neto de encontrar y consumir una semilla extra en ese parche (o el valor marginal del parche: los beneficios menos los costos en términos de *fitness*) se equipare con el de abandonar ese parche para explorar y eventualmente explotar otro parche desconocido. Dado que al ir removiendo semillas del parche estas se hacen más difíciles de encontrar, el beneficio neto de permanecer en el parche (valor marginal) disminuye constantemente. El número de semillas que el ave deje sin consumir en el parche, por tanto, estará relacionado con el valor del parche promedio de ese ambiente. Así, la relación entre costos y beneficios puede estimarse a través la cantidad de semillas remanente cuando el consumidor decide abandonar la explotación del parche (GUD: Giving Up Density; Charnov 1976, Pyke 1984, Brown 1988). Por ejemplo, un parche que implica mayor riesgo de predación o mayor gasto energético (costos) será explotado en menor medida que un parche con menores costos asociados.

Hipótesis 4: La intensidad de explotación de un parche focal aumenta con su valor relativo respecto a los otros parches disponibles en el entorno.

(P4) *El número de semillas removidas de un parche se relacionará de manera inversa con los indicadores de abundancia de alimento del entorno (e.g., carga ganadera, cantidad y calidad de semillas)*.

Hipótesis 5: La intensidad de explotación de un parche aumenta al disminuir el riesgo de predación percibido por el consumidor (ver Hipótesis 3).

(P5. a) *El número de semillas removidas de un parche se relacionará de manera directa con la abundancia de algarrobos.*

(P5. b) *El número de semillas removidas de un parche se relacionará de manera inversa con la abundancia de arbustos bajos*.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El trabajo se llevó a cabo en el desierto del Monte Central, en la provincia de Mendoza (Argentina), en dos campos ubicados en la zona rural comprendida entre las localidades de General Alvear y Canalejas, cerca del límite con la Provincia de San Luis. El área pertenece a la ecorregión del Monte de llanuras y Mesetas (Roig et al. 2009) (Fig. 1). La porción central del desierto del Monte es árida y estacional con veranos calurosos y húmedos e inviernos fríos y secos. Las precipitaciones anuales están concentradas en primavera y verano (aproximadamente el 75%). En el Departamento de General Alvear la precipitación anual promedio es 329 mm y la temperatura media anual es de 15,4 °C (Cesca et al. 2014).

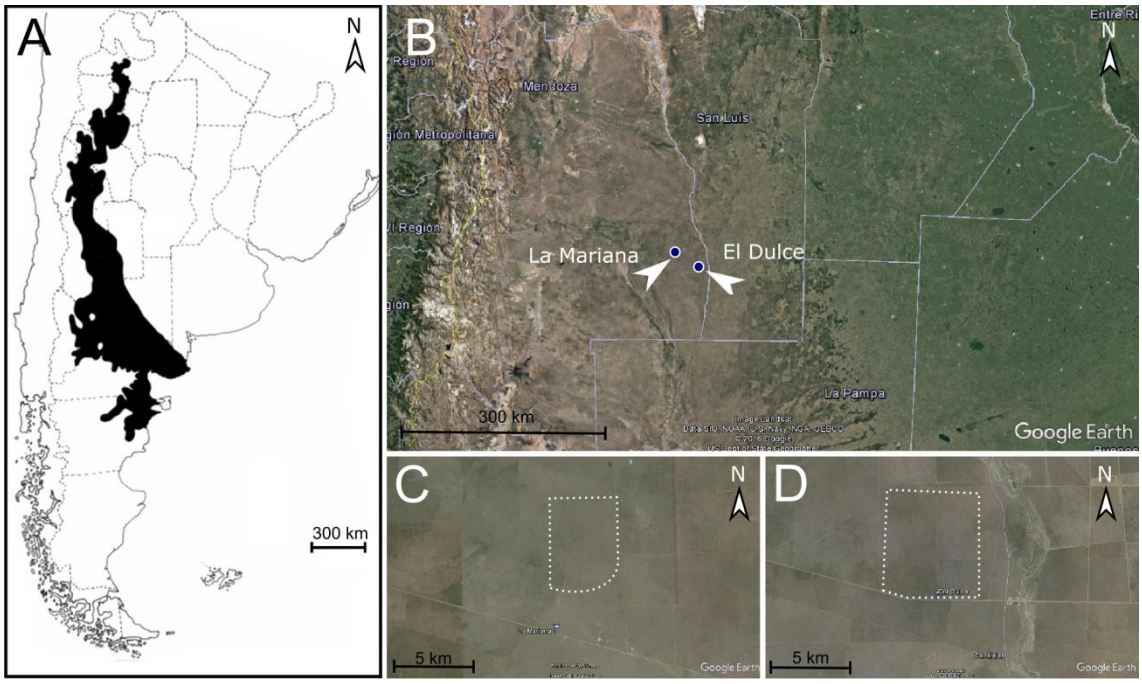

Figura 1. **(a)** Mapa de la Argentina donde se muestra la eco-región del Monte (sombreado) (Pol et al. 2014) **(b)** Las flechas y círculos señalan aproximadamente la ubicación geográfica de los campos "La Mariana" y "El Dulce" donde se llevaron a cabo los muestreos. **(c-d)** Detalle en línea punteada de la zona de muestreo en (C) "La Mariana" y (D) "El Dulce". Imágenes satelitales extraídas de Google Earth (año 2016).

La vegetación del Monte central está compuesta en mayor medida por árboles bajos como *Prosopis flexuosa* (algarrobo) y *Geoffroea decorticans* (chañar) dispersos dentro de una densa matriz de arbustos altos (> 1m), mayormente *Larrea divaricata* (jarilla), *Condalia microphylla* (piquillín) y *Atriplex lampa* (zampa), y arbustos bajos (< 1m) como *Lycium spp* y *Verbena aspera* (Lopez de Casenave 2001). También hay una alta cobertura de pastos, predominando las especies perennes, cespitosas y de metabolismo C4 (Marone 1990, Cueto et al. 2006a, Pol et al. 2010). La mayoría de las plantas herbáceas dicotiledóneas son anuales. Su cobertura es menor a la de los pastos y varía año a año (Marone 1991, Pol et al. 2010). Los espacios sin cobertura vegetal perenne, que ocupan casi un tercio de la superficie, se presentan en forma de parches de tamaño variable (uno a varios metros).

Diseño experimental

Para tener una buena representación del rango de variación de las variables a medir se eligieron dos campos en base a información cualitativa y cuantitativa obtenida a partir de conversaciones con los encargados de los campos y la medición de la vegetación, carga ganadera y banco de semillas previas al estudio (Pol, Marone y Sagario, datos no publicados) y se establecieron transectas en cada campo, también tratando de representar la mayor variación posible. Los campos seleccionados están separados por unos 51 km. De acuerdo a la información recopilada, las prácticas ganaderas y la extracción de madera mediante la tala selectiva de algarrobos son más intensas en el campo “La Mariana” (Fig. 2 a) que en “El Dulce” (Fig. 2 b).

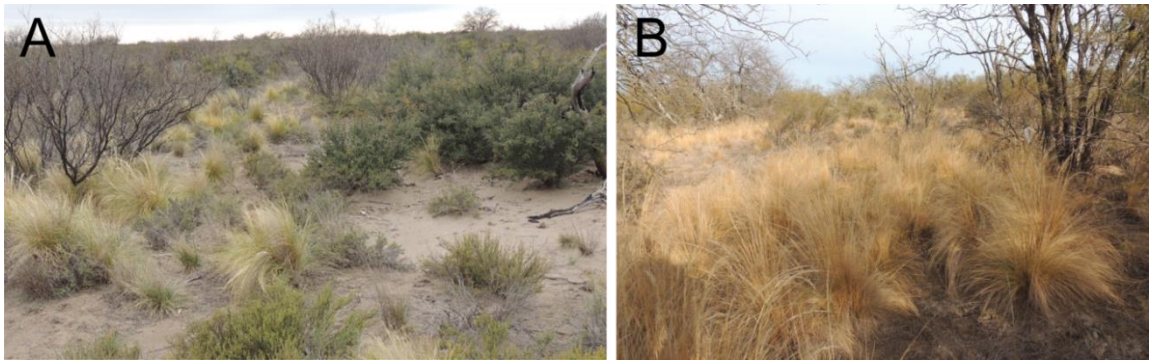

Figura 2. Vista de los sitios de muestreo pertenecientes al desierto del Monte Central, provincia de Mendoza. A la izquierda **(a)** “La Mariana”, campo con mayor presión de pastoreo; a la derecha **(b)** “El Dulce”, campo con menor presión de pastoreo.

Los muestreos se llevaron a cabo durante dos semanas en los inviernos de 2014 y 2015 (5–14 de agosto de 2014 y 25 de julio–3 de agosto de 2015). Se realizaron dos tipos de experimentos de remoción de semillas para evaluar la proporción de los sitios visitados y la explotación de los sitios de alimentación por las aves. Para llevar a cabo ambos experimentos se dispusieron 12 transectas de 300 metros en cada uno de los dos campos, separadas entre sí por al menos 200 metros.

Durante agosto de 2014 se llevó adelante una toma de datos preliminar en la que se evaluó exploración y abundancia de aves granívoras (ver metodología más adelante). La exploración en el 2014 fue muy baja, menor que al año siguiente (prueba de t pareada, dos colas, Media ± Error Estándar: 2014: 0,13 ± 0,02 semillas removidas; 2015: 0,19 ± 0,02 semillas removidas; $t_{23} = -2,33$; $p = 0,029$); probablemente en respuesta a que la abundancia de aves granívoras también lo fue (prueba de Mann-Whitney, medianas 2014: 1,11 ind/ha; 2015 = 2,56 ind/ha; $U = 188$; $p = 0,020$). Dado que las variables exploración y abundancia de aves fueron menores en 2014 que en 2015 y que, además, sólo en este último año se realizaron los experimentos de explotación y se midieron además variables asociadas a la estructura de la vegetación y presión de pastoreo, se decidió utilizar para los análisis de esta Tesis sólo el conjunto de datos obtenidos en 2015.

Exploración de sitios de alimentación

La evaluación del componente de exploración de sitios de alimentación por aves granívoras se hizo mediante oferta de semillas individuales, de manera de detectar rápidamente a campo cuáles puntos eran explorados a nivel del suelo para buscar semillas ofreciendo una recompensa mínima que evite atraer a las aves a sitios normalmente no usados para buscar alimento (Milesi 2006). Dentro de cada transecta se marcaron 31 puntos, separados entre sí por 10 metros, que fueron marcados con cintas amarillas sobre ramas altas o arbustos para facilitar su ubicación e identificación (Fig. 3 a). Las semillas individuales se ofrecieron en dispositivos plásticos que constan de un pie que se ensancha hacia la parte superior formando una copa (tee de golf), con una arandela plástica inserta (Fig. 3 b). Cada dispositivo fue enterrado de manera tal que la arandela quedara a unos 2 cm por sobre la superficie del suelo. El diseño del dispositivo buscó evitar el acceso a la semilla por hormigas granívoras, que de todas

maneras están muy poco activas en esta época del año (ver experimentos similares en Lopez de Casenave et al. 1998, Milesi 2006). La parte superior de cada dispositivo se rellenó con suelo local para darle color y textura similar al entorno (Milesi 2006). En cada uno de los 31 puntos por transecta (744 puntos en total) se colocó un dispositivo plástico ubicado debajo de un arbusto o en un parche de suelo desnudo, de manera alternada siempre que hubiese un microhábitat apropiado cerca del punto marcado y procurando que ambos tuvieran frecuencias similares en cada transecta (por ejemplo, 15 dispositivos en suelo desnudo y 16 bajo arbusto). En la parte superior de cada dispositivo plástico se ofreció una única semilla de moha (*Setaria italica,* Fig. 3 b), una semilla comercial consumida por las aves de la región en experiencias previas (Lopez de Casenave et al. 1998) y similar, aunque más grande, a *Setaria leucopila*, una gramínea nativa que es preferida y comúnmente consumida por estas aves granívoras (Cueto et al. 2006b, Marone et al. 2008). La oferta de semillas se hizo durante cuatro días consecutivos en cada transecta. Al amanecer (dentro de las primeras 3 hs de luz) se recorrió cada transecta colocando una semilla por dispositivo, y al atardecer (dentro de las últimas 2 horas de luz) se registró si la semilla había sido removida. No se consideró removida a la semilla cuando estaba caída a un lado del dispositivo. Se consideraron nulos (sin dato) aquellos puntos donde el dispositivo estaba caído o desplazado de su ubicación inicial. La remoción de semillas fue asignada exclusivamente a las aves granívoras: las hormigas granívoras locales no pueden acceder a la semilla por la forma del dispositivo plástico (no pueden caminar dorso abajo por la superficie lisa horizontal de la arandela alrededor del dispositivo) y los roedores granívoros/omnívoros locales son de hábitos nocturnos (Lopez de Casenave et al. 1997, Milesi 2006).

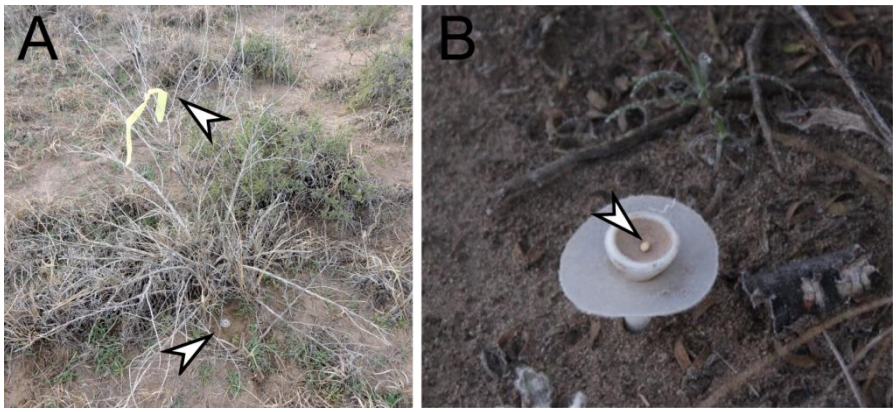

Figura 3. **(a)** La flecha superior indica la cinta que se utilizó para marcar el punto de muestreo y la flecha inferior indica un punto de muestreo bajo cobertura arbustiva. **(b)** Detalle del dispositivo plástico utilizado para la oferta de semillas durante experimentos dirigidos a evaluar la exploración de sitios por aves durante el consumo posdispersivo de semillas en el desierto del Monte central, provincia de Mendoza. La flecha indica la única semilla ofertada en el dispositivo plástico

Explotación de sitios de alimentación

Para evaluar el componente de explotación del consumo posdispersivo de semillas se ofreció semillas entremezcladas con sustrato en bandejas plásticas de 25 × 18 cm de lado y 5 cm de profundidad. Se colocaron un total de 72 bandejas separadas al menos 150 m entre sí, ubicándolas al inicio, medio y final de cada una de las 24 transectas de 300 m de largo (12 en cada campo) (Fig. 4 a y b). Las bandejas se soterraron (su borde superior apenas sobre el nivel del sustrato) para que quedaran firmemente ubicadas pero no entraran ni salieran semillas por efecto del viento. El fondo de cada bandeja se cubrió con una delgada capa (~0.5 cm) de suelo local tamizado (eliminando cualquier otra semilla). Por encima, se cubrió con una capa (~1.5 cm) de mantillo natural (también zarandeado para eliminar la fracción más pequeña con semillas) que fue extraído de abajo de arbustos y árboles cercanos. Sobre ese mantillo se dispersaron 100 semillas de moha, que quedaron entremezcladas en el mantillo y encima del sustrato de base. Las bandejas fueron revisadas diariamente siguiendo el mismo esquema utilizado para los dispositivos plásticos: destapándolas luego del amanecer y tapándolas antes del anochecer de manera de excluir el potencial consumo por granívoros nocturnos (Lopez de Casenave et al. 1997, Milesi 2006). Así, las semillas quedaron disponibles para su remoción (i.e., la bandeja estaba sin tapa) durante cuatro periodos diurnos consecutivos. Se consideró a la bandeja como

explotada en los casos en que el consumo fue de 5 o más semillas o en los que se observó mantillo removido o huellas de aves.

La intensidad de explotación de un parche de alimentación se puede inferir a partir de las semillas remanentes luego del consumo, siguiendo la interpretación estándar del protocolo GUD (*giving up density*) (Brown 1988, Brown 1989, Milesi 2006, Cueto et al. 2013). En el presente trabajo, donde todas las bandejas tenían el mismo número de semillas en principio, se utilizaron a las semillas faltantes como variable respuesta. Debido a que las semillas se ofrecen entremezcladas con sustrato y a que la probabilidad de encontrarlas aumenta con su densidad, los consumidores obtienen retornos menguantes a medida que explotan y agotan el parche experimental. Se espera que continúen explotándolo hasta que resulte más redituable buscar y explotar otro parche (natural). En el momento en que abandonan la explotación del parche, la densidad de recurso remanente puede interpretarse como el valor neto que tiene para el consumidor un parche promedio en ese ambiente (Brown 1988, Brown 1989).

Figura 4. **(a)** Soterrado y armado de los dispositivos utilizados para evaluar la explotación en ambos campos. **(b)** Uno de los dispositivos de oferta de semillas (bandeja) con semillas de moha (*Setaria italica)* ofrecidas durante experimentos dirigidos a evaluar la explotación de sitios por las aves.

De las aves granívoras pequeñas del desierto del Monte, solo el Chingolo (*Zonotrichia capensis*) parece tener la capacidad de buscar semillas entremezcladas en sustrato profundo como propone el protocolo GUD estándar (ideado para evaluar el comportamiento de roedores granívoros), al menos cuando tiene alguna clave en la superficie que desencadene el comportamiento de exploración (Cueto et al. 2013, Milesi y Marone 2015). En cambio, varias otras son capaces de extraer semillas

entremezcladas con el mantillo natural, aunque con algo menos de eficiencia que sobre el suelo (Cueto et al. 2013).

Características del entorno a los puntos de alimentación

Tal como se planteó en el conjunto de hipótesis y predicciones, distintas variables pueden afectar directa o indirectamente a la exploración y la explotación de puntos de alimentación por aves granívoras: la abundancia de aves granívoras (ver Hipótesis 1), la abundancia de alimento para las aves granívoras (ver Hipótesis 2 y 4) y la estructura de la vegetación leñosa (ver Hipótesis 3 y 5).

Abundancia y composición del gremio de aves

Se estimó la abundancia de aves granívoras posdispersivas (i.e., que remueven semillas del suelo) dentro de los 10 días previos a los de la oferta experimental de semillas mediante el método de franja transecta. Se registraron todas las aves vistas u oídas por dos observadores entrenados que recorrieron lentamente los 300 m de cada transecta, durante las primeras 5 horas de la mañana, en tres días consecutivos sin lluvias o viento fuerte. No se registraron las aves que cruzaron volando la transecta. Las principales especies que componen el gremio de aves granívoras posdispersivas durante el período otoño–invierno pertenecen a los órdenes Tinamiformes (e.g. *Eudromia elegans*, *Nothura spp*.), Columbiformes (e.g., *Columba maculosa*) y Passeriformes (e.g., *Zonotrichia capensis, Saltatricula multicolor, Diuca diuca, Phrygilus carbonarius*) (Lopez de Casenave 2001, Milesi et al. 2008).

Abundancia del recurso (semilla)

Los indicadores utilizados para evaluar la abundancia del recurso (semillas) fueron la actividad ganadera y la cantidad y calidad de los pastos respecto a las dietas y preferencias de las aves. Para evaluar la actividad ganadera se utilizó la proporción de bosta presente como un indicador de la presión de pastoreo en tiempos recientes (Cingolani et al. 2002, von Müller et al. 2012). Para ello, en cada transecta se registró la presencia o ausencia de bosta (independientemente de su grado de descomposición) dentro de un muestreador cuadrado de 50 cm de lado, ubicado cada 10 m y a una distancia al azar de entre 0 y 5 m a la izquierda o derecha de la transecta de manera aleatoria (i.e., 31 muestras por transecta). Además, sabiendo que el ganado selecciona

ciertas especies de gramíneas para su consumo afectando diferencialmente su demografía (Guevara et al. 2001), se midió la cobertura horizontal de gramíneas mediante la técnica de línea-intercepción. Los pastos se clasificaron en óptimos (*Setaria spp, Aristida spp, Trichloris spp, Digitaria spp y Pappophorum spp)* y sub-óptimos (*Sporbolus spp, Panicum spp, Stipa spp, Cotea spp* y *Bouteloua spp)* en función de su preferencia por las aves (Cueto et al. 2006b, Camin et al. 2015). La calidad de la oferta de pastos se cuantificó a modo de índice para cada transecta como el cociente entre la cobertura porcentual de pastos óptimos y la cobertura porcentual de pastos sub-óptimos.

Estructura de la vegetación leñosa

La estructura de la vegetación leñosa de cada transecta se caracterizó mediante la cobertura horizontal de diferentes estratos (arbustos bajos, arbustos altos, y árboles). Las coberturas horizontales se estimaron mediante la técnica de línea-intercepción en los primeros y últimos 50 m de cada transecta (i.e., un tercio de cada transecta; total: 2400 m medidos). Por otro lado se contó el número de árboles altos (de más de 4 m de altura) y bajos (de menos de 4 m) en dos franjas (cerca: 0–10 m y lejos: 10–25 m) a cada lado de cada transecta.

Análisis de datos

Uso de los sitios de alimentación: exploración y explotación

Para evaluar la exploración de sitios de alimentación se calculó el porcentaje y el número de semillas removidas en cada transecta en cada día de muestreo (n = 24 transectas * 4 días = 96 datos). Además se evaluaron diferencias en la remoción de semillas entre días experimentales mediante un ANOVA de medidas repetidas, luego de ponerse a prueba los supuestos de normalidad y esfericidad a través de las pruebas de Kolmogórov–Smirnov y Mauchley, respectivamente. La remoción de semillas en función del tipo de micrositio en que eran ofrecidas (BA: bajo arbusto, SD: suelo desnudo) fue comparada mediante una prueba de t pareada de dos colas luego de ponerse a prueba el supuesto de normalidad mediante la prueba de Kolmogórov–Smirnov. Para comparar la exploración entre los dos campos se utilizó una prueba t de Student.

La explotación de los sitios de alimentación se evaluó mediante el número de semillas removidas de cada una de las bandejas durante los cuatro días del muestreo. Si bien se ofrecieron semillas en 72 bandejas, dos fueron descartadas porque sufrieron vandalismo y 22 no mostraron evidencias de haber sido explotadas por granívoros vertebrados. Así, se tuvieron en cuenta 48 bandejas para los análisis estadísticos. El número de semillas removidas se comparó entre los dos campos usando una prueba U de Mann – Whitney.

Los análisis y gráficos se realizaron en Microsoft Excel teniendo en cuenta trabajos previos (Zar 1984, Milesi 2006, Milesi y Marone 2015).

Características del entorno a los sitios de alimentación:

La abundancia de aves granívoras, estimada como el número de individuos por hectárea para cada transecta, se comparó entre los dos campos mediante la prueba de t de Student. Además, se evaluó si la actividad ganadera y la cantidad y calidad de los pastos presentaron diferencias entre campos. Todas las comparaciones entre campos, en relación a la estructura de la vegetación, se realizaron mediante pruebas t de Student (o ANOVAs de un factor, con corrección de Welch para muestras de varianza diferentes en el caso de los árboles altos) o pruebas U de Mann-Whitney, una vez evaluada la normalidad y/o homocedasticidad mediante pruebas de Kolmogórov–Smirnov y Levene, respectivamente.

Componente de exploración:

Todas las predicciones relacionadas a este componente se evaluaron mediante pruebas de correlación de Spearman. Para evaluar si la exploración de un área era más intensa en donde la abundancia de las aves granívoras era mayor (Predicción 1) se correlacionó la cantidad de semillas removidas en cada transecta con la abundancia total de aves granívoras registrada en cada transecta. Para evaluar si la exploración de cada ave granívora (i.e., independientemente de la abundancia total de aves) era más intensa en los entornos de menor calidad (Predicción 2) se correlacionó la exploración relativizada a la abundancia de aves en cada transecta con el índice de calidad de los pastos y con la intensidad de ganadería reciente. A su vez, para determinar si la proporción de puntos visitados por las aves granívoras era mayor en aquellos entornos

donde la abundancia de algarrobos fue mayor (Predicción 3. a) se correlacionó la exploración en cada transecta con el número de árboles (totales, altos, bajos). No se encontraron diferencias para ningún análisis entre número de árboles cerca y lejos, por lo que se consideró siempre para los análisis mostrados el número de árboles altos o bajos sin tener en cuenta la distancia. Por último, para evaluar si la proporción de puntos visitados por las aves granívoras era mayor en puntos con entornos de menor abundancia de arbustos bajos (Predicción 3. b) se correlacionó la exploración en cada transectas con la cobertura de arbustos bajos.

Componente de explotación:

Todas las predicciones relacionadas a este componente se evaluaron mediante pruebas de correlación de Spearman. Para evaluar si la explotación de parches con semillas por aves granívoras era más intensa en entornos de menor calidad, medida mediante indicadores de abundancia de semillas (Predicción 4) se correlacionó la explotación en cada transecta con el índice de calidad de los pastos y con la intensidad de ganadería reciente. Además, para determinar si la intensidad de explotación por las aves granívoras era mayor en aquellos parches donde la abundancia de algarrobos fue mayor (Predicción 5.a) se correlacionó la intensidad de explotación en cada transecta con el número de árboles (totales, altos, bajos). Por último, para evaluar si la intensidad de explotación por las aves granívoras era mayor en aquellos parches donde la abundancia de arbustos bajos fue menor (Predicción 5.b) se correlacionó la intensidad de explotación con la cobertura de arbustos bajos.

Resultados

Uso de los sitios de alimentación: exploración y explotación

La mayoría de los dispositivos plásticos de oferta de semilla (81%) no presentaron evidencias de exploración por granívoros en ninguno de los cuatro días de muestreo. Además, en la mayoría de los dispositivos usados la remoción de la semilla ofrecida ocurrió en un único día (Fig. 5 a). La exploración fue homogénea a lo largo de los cuatro días de muestreo ($F_{3,69}$ = 0,31; p = 0,82) y en ningún día superó los 50 dispositivos (<7%; Fig. 5 b y 5 c). Por estos motivos las relaciones de la exploración de sitios de alimentación con las variables ambientales medidas se evaluó usando a la remoción de semillas como una variable acumulada, es decir, se calculó la proporción por transecta de micrositios visitados al menos una vez durante los cuatro días de oferta.

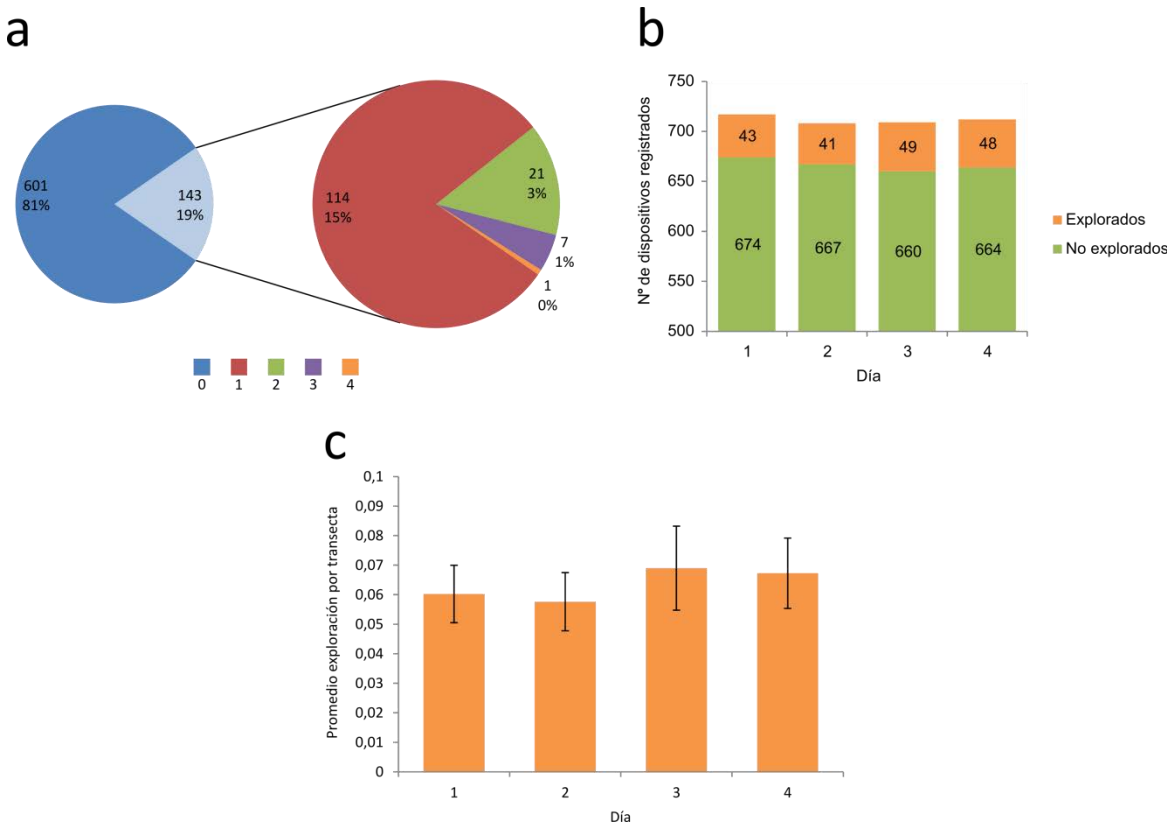

Figura 5. Componente de exploración de los sitios de alimentación. **(a)** Cantidad de días en los que se removieron las semillas de los dispositivos en que fueron ofrecidas. Se muestran el número de dispositivos, el porcentaje relativo al total y la cantidad de días en que se registró remoción (0–4 días).

(b) Número de dispositivos válidos registrados por día (sobre un total de 744 ofrecidos) donde se removió, o no, la semilla ofrecida (explorados y no explorados, respectivamente). **(c)** Promedio de exploración por transecta en cada uno de los cuatro días consecutivos de muestreo.

La remoción de semillas de los dispositivos plásticos fue similar en micrositios de suelo desnudo y bajo la cobertura de arbustos (t_{23} = -1,68; p = 0,11; N = 15–16 por condición en cada transecta). Por lo tanto, para el resto de los análisis, se consideró la exploración total por transecta integrando los dos micrositios.

Las transectas del campo "El Dulce" presentaron mayor exploración promedio que las de "La Mariana" (media ± error estándar: El dulce= 0,23 ± 0,02, La Mariana= 0,16 ± 0,03; t_{22} = 1,92, p = 0,03; N = 12 transectas por campo).

Las aves consumieron en general menos de 10 semillas en cada una de las 48 bandejas consideradas como explotadas, aunque el número fue bastante variable (Fig. 6). Nuevamente, el campo "El Dulce" presentó mayor intensidad de explotación de las bandejas con semillas que "La Mariana" (Mediana: El Dulce = 35,67; La Mariana = 6,25; U = 27; p = 0,01; N=23 bandejas explotadas en "El Dulce" y N=25 bandejas explotadas en "La Mariana").

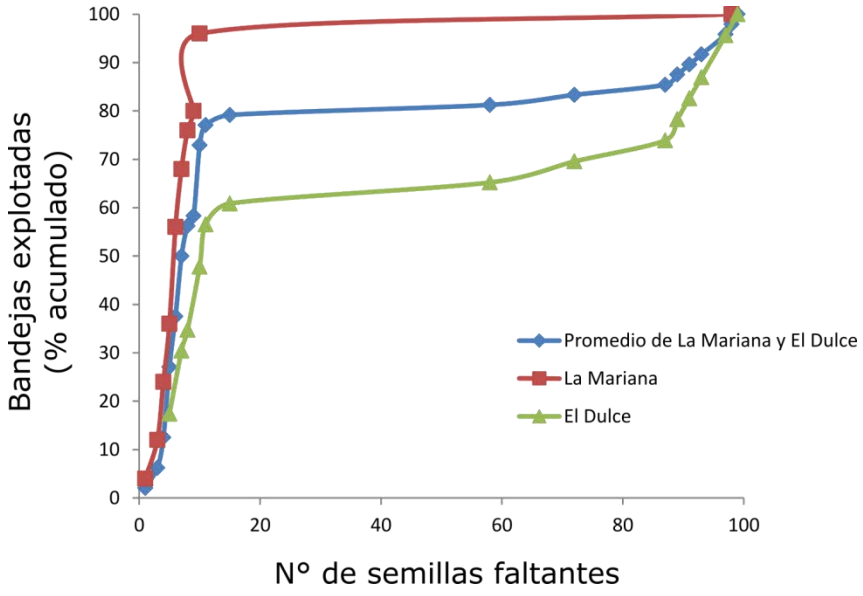

Figura 6. Bandejas explotadas (% acumulado de las 48 bandejas explotadas) en función del número de semillas faltantes. Se muestran los resultados de los campos La Mariana y El dulce y de ambos campos.

Características del entorno:

La mayoría de las aves granívoras posdispersivas registradas pertenecían al orden passeriformes (Fig. 7). Dentro de estas, *Zonotrichia capensis* (Fig. 8 a) fue la especie más abundante en las transectas de ambos campos (>60%), seguida por *Phrygilus carbonarius* (20–35%; Fig. 8 b). Ninguna de las otras especies superó el 6% del total de aves granívoras. "El Dulce" fue el campo que presentó mayor abundancia de aves (media ± error estándar: El Dulce = 8,49 ± 2,31; La Mariana = 3,01 ± 1,24; t_{22} = 2,08, p = 0,02; N = 12 transectas por campo).

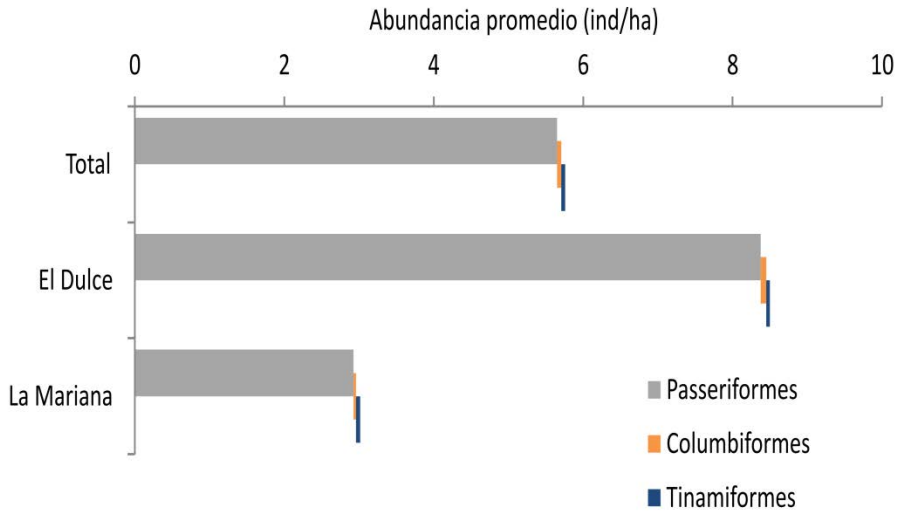

Figura 7. Abundancia promedio (ind/ha) de aves en cada uno de los campos y en total. El orden Passeriforme estuvo representado por *Zonotrichia capensis, Saltatricula multicolor, Phrygilus carbonarius, Molothrus badius, Gubernatrix cristata, Embernagra platensis* y *Diuca diuca.* El orden Columbiformes estuvo representado por *Columbina picui y Columba maculosa y* el orden Tinamiformes por *Notoprocta cinerascens, Nothura spp.y Eudromia elegans.*

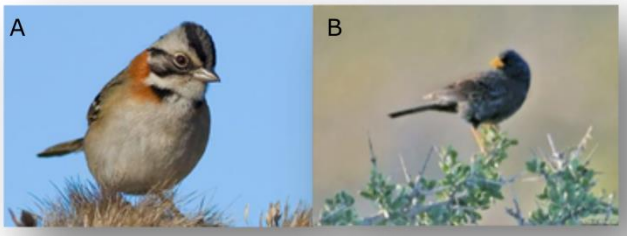

Figura 8. Especies más abundantes en las transectas de ambos campos **(a)** *Zonotrichia capensis* (Chingolo) y **(b)** *Phrygilus carbonarius* (Yal Carbonero).

No se encontraron diferencias en el porcentaje de bostas a escala de campos (Fig. 9 a; $F_{1,22}$ = 0,04; p = 0,84; media ± error estándar: El Dulce = 38,61 ± 1,56; La Mariana= 39,17 ± 2,14). No obstante, "El Dulce" mostró tener una mayor calidad de pastos que "La Mariana" (Fig. 9 b; t_{22} = 3,91; p < 0,001; media ± error estándar: El Dulce = 0,76 ± 0,11; La Mariana= 0,26 ± 0,07; N = 12 transectas por campo).

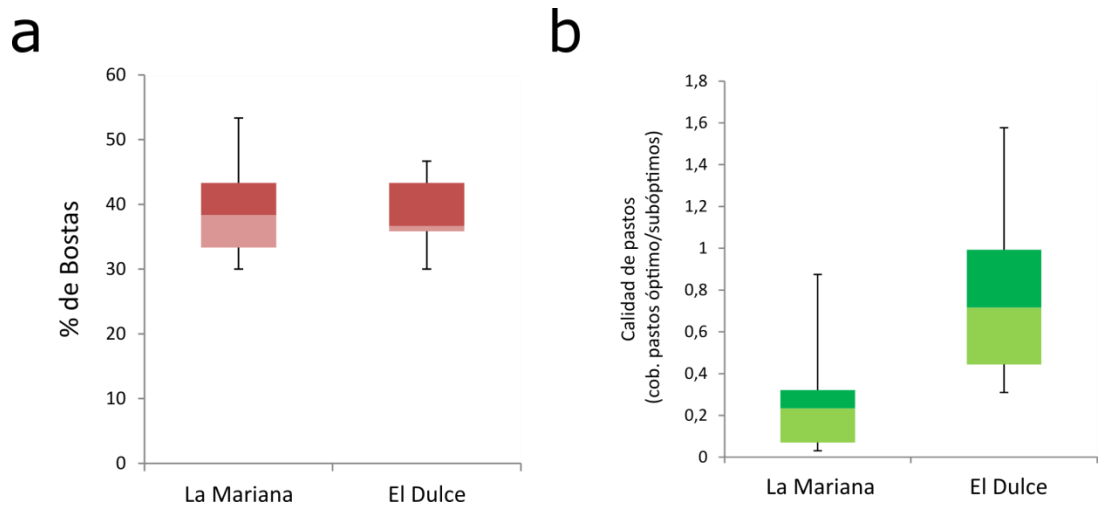

Figura 9. Intensidad de la presión de pastoreo. **(a)** Porcentaje de bostas en función de los campos donde se llevaron a cabo los muestreos. **(b)** Calidad de pastos. Se muestran espacios intercuartiles, máximos y mínimos (n =12 transectas por cada campo).

"El Dulce" presentó mayor número de árboles altos y bajos ($F_{1, 12,58}$ = 48,73; p < 0,001; $F_{1,22}$ = 15,44; p < 0,001; media ± error estándar: N° Árboles altos, El Dulce = 38,25 ± 4,64; La Mariana= 4,67 ± 1,25; N° Árboles bajos, El Dulce = 29,75 ± 2,80; La Mariana= 15,5 ± 2,30) pero menor cobertura de arbustos bajos (mediana: El Dulce = 3,96; La Mariana = 21,1; U = 2; p < 0,001; N=12 transectas por campo).

Componente de exploración:

La exploración correlacionó positivamente con la abundancia de aves (Fig. 10; r_s = 0,46; p = 0,01; N = 24 transectas).

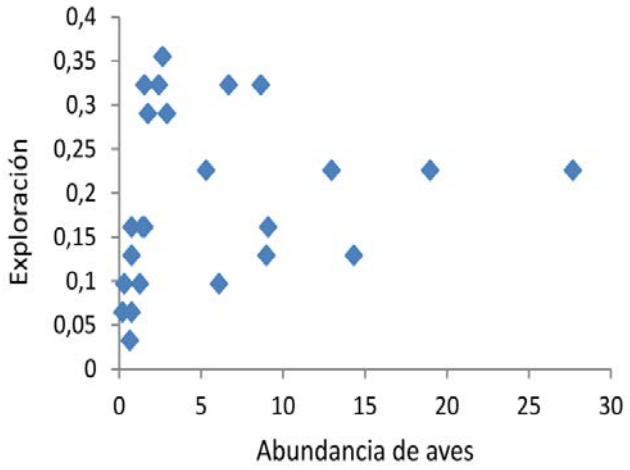

Figura 10. Exploración en función de la abundancia de aves granívoras para cada transecta (n=24).

La exploración individual (per cápita) no correlacionó con el porcentaje de bostas (r_s = 0,12; p = 0,29), pero correlacionó negativamente con la calidad de pastos (Fig. 11; r_s = -0,44; p = 0,02; N = 24 transectas).

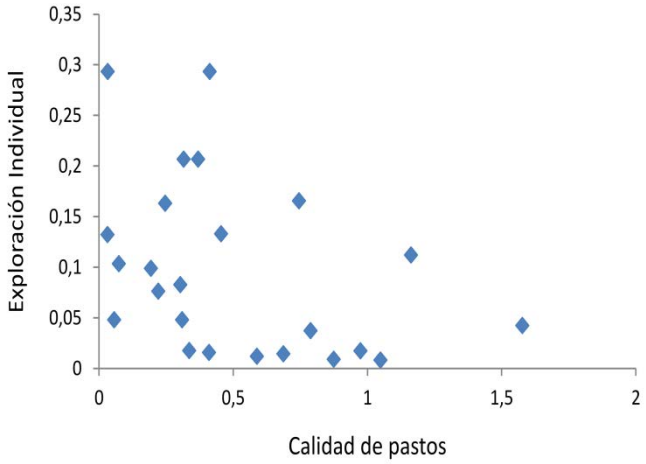

Figura 11. Exploración individual en función de la calidad de pastos (n = 24).

La exploración correlacionó positiva pero débilmente con el número de árboles bajos (Fig. 12 a; r_s = 0,35; p = 0,04) y negativamente con la cobertura de arbustos bajos (Fig. 12 b; r_s = - 0,36; p = 0,04). En cambio, no correlacionó con el número de árboles altos (r_s = 0,08; p = 0,36; N = 24 transectas).

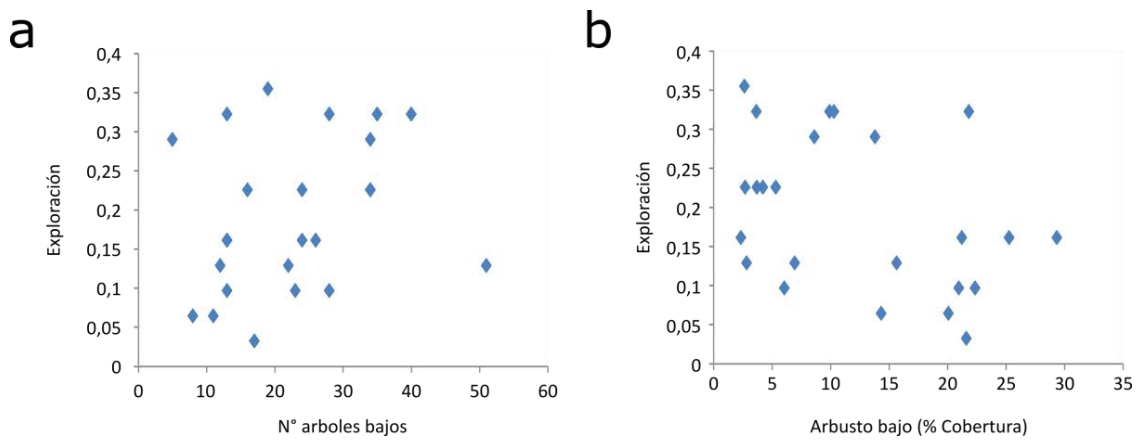

Figura 12. Exploración en función de **(a)** N° de árboles bajos, **(b)** Arbusto bajo (% de cobertura). (n = 24 transectas).

Componente de explotación:

La intensidad de explotación correlacionó positiva pero débilmente con la calidad de los pastos (Fig. 13; r_s =0,36; p =0,04) mas no tuvo correlación alguna con el porcentaje de bostas en cada transecta (r_s = -0,23; p = 0,15; N = 23 transectas; N = 23 transectas).

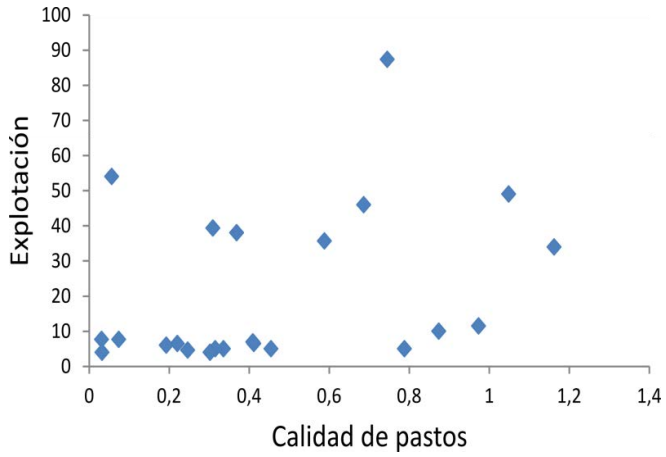

Figura 13. Explotación en función de la calidad de los pastos (n = 23 transectas)

La intensidad de explotación correlacionó positivamente con el número de árboles totales y el número de árboles altos (Fig. 14 a; r_s = 0,42; p = 0,02; Fig. 14 b; r_s = 0,42; p = 0,02). Sin embargo, no correlacionó con el número de árboles bajos (r_s = 0,27; p = 0,11) ni con la cobertura de arbustos bajos (r_s = -0,32; p = 0,06; N = 23 transectas).

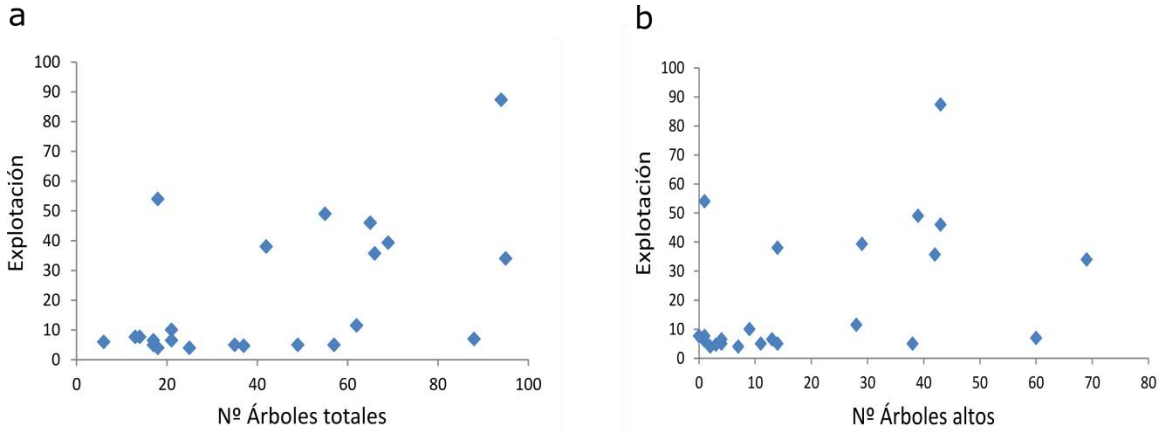

Figura 14. Explotación por transecta en función de **(a)** El número de árboles totales **(b)** El número de árboles altos (n = 23 transectas).

Discusión

En las zonas áridas, las semillas son una etapa crucial en la dinámica de la vegetación y un recurso alimenticio importante para las aves granívoras, por lo que es frecuente encontrar efectos ecológicos recíprocos (top-down y bottom-up) relevantes entre productores y consumidores en esa etapa del ciclo de vida de las plantas. En este trabajo se evaluó si los dos componentes del consumo de semillas por las aves (exploración y explotación de parches de alimentación) están asociados con la abundancia de las aves, la abundancia de alimento y/o la estructura de la vegetación. La remoción de semillas de los dispositivos experimentales fue en general baja y, quizás en consecuencia, las asociaciones encontradas entre las variables medidas no fueron muy fuertes. No se hallaron diferencias en la proporción de sitios visitados por las aves en suelo desnudo o bajo la cobertura de arbustos. Se encontró que la abundancia de aves se asoció positivamente con la exploración (Fig. 10). La calidad de los pastos se asoció de manera negativa con la exploración individual (Fig. 11) pero positiva aunque débilmente con la intensidad de explotación (Fig. 13). Algunas características relacionadas con la vegetación leñosa también se asociaron con componentes del consumo: la exploración correlacionó negativamente con la cobertura de arbustos bajos (Fig. 12 b) y positiva y débilmente con el número de árboles bajos (Fig. 12 a); mientras que la intensidad de explotación correlacionó positivamente con el número de árboles totales y altos (Fig. 14).

En este trabajo, la remoción de semillas nunca superó el 7% de lo ofrecido durante un día y, luego de 4 días de oferta de semillas, sólo el 19% del total de dispositivos de oferta individual de semillas fue utilizado alguna vez (Fig. 5 a) y las aves removieron, en general, un bajo porcentaje de semillas desde las bandejas. Varios autores han sugerido que los experimentos de corta duración podrían subestimar la tasa de remoción de semillas por las aves (Mares y Rosenzweig 1978, Morton 1985, Kerley 1991) y deberían durar más de tres días (Mares y Rosenzweig 1978, Weisz et al. 2012). Sin embargo, trabajos previos realizados en Sudamérica mostraron que una duración de 4 días o menos en experimentos de oferta de semillas fue suficiente para revelar el consumo por las aves (Marone et al. 2000, Kelt et al. 2004, Milesi 2006,

Rodríguez Planes 2012). De la misma manera, hay estudios realizados durante tres o menos días de duración, que utilizando la misma metodología de oferta para granívoros (varías semillas en platitos o bandejas) obtuvieron altas tasas de consumo (Brown et al. 1975, Kerley y Whitford 2000). De hecho, en experiencias previas similares realizadas en algarrobales protegidos y pastoreados de Ñacuñán, Mendoza (con idénticos dispositivos y semillas y en la misma época del año pero dispuestos en 75 estaciones dentro de 3–4 ha en lugar de a lo largo de transectas), el promedio de remoción diaria en los primeros cuatro días superó el 30% (Milesi, datos no publicados). Tampoco la exploración de los sitios de alimentación mostró aquí tendencias crecientes a lo largo de los cuatro días de muestreo. Esto ayuda a confirmar el supuesto de que la remoción de semillas dispersas revela el comportamiento usual de exploración de las aves, ya que no aprenden a detectar los dispositivos por asociación a la (mínima) recompensa, pero también contrasta con los experimentos previos en Ñacuñán, en los cuales era muy común que en días posteriores se repitiese la remoción en el dispositivo encontrado o en los cercanos (Milesi, datos no publicados). Este patrón de uso del espacio agregado (temporal y espacialmente) puede estar asociado a la presencia de individuos residentes y sedentarios explorando las mismas áreas en Ñacuñán (Sagario et al. 2014). Los resultados en esta tesis (dispositivos con remoción no creciente y en una única oportunidad) sugieren consumidores más móviles, que probablemente modifiquen sus áreas de alimentación diariamente. La gran proporción de *Zonotrichia capensis* y *Phrygilus carbonarius*, las más abundantes en el sitio en estos relevamientos del gremio de aves granívoras es compatible con esta idea, ya que son especies migratorias que se desplazan en bandadas durante otoño e invierno (Cueto et al. 2011, Sagario et al. 2014). Bajo esta hipótesis, es probable que el porcentaje de remoción diario no hubiese aumentado mucho con más días de oferta de semillas. Sin embargo, un mayor número de dispositivos encontrados en total (acumulados) sí podría haber permitido encontrar patrones más fuertes o consistentes en las respuestas a los factores ambientales que modifican la exploración de los sitios de alimentación.

En el desierto del Monte Central, como en otras zonas áridas, la abundancia de semillas disminuye marcadamente en los sitios expuestos en comparación con aquellos

protegidos por el dosel de árboles y arbustos (Marone y Horno 1997, Marone et al. 2004). Sin embargo, los resultados en esta zona muestran que las aves no restringirían su exploración del espacio para buscar alimento en función de la característica del micrositio, ya que la remoción bajo la cobertura de arbustos y en el suelo desnudo no presentó diferencias relevantes. Si bien, hay trabajos que muestran que la remoción de semillas por aves granívoras suele variar inversamente con la distancia a la cobertura leñosa (Schneider 1984, Repasky y Schluter 1994, Morris y Mukherjee 2007). Trabajos previos en otra localidad del desierto del Monte (Ñacuñán, Mendoza) también encontraron que las aves no restringían su exploración en función de la presencia o ausencia de cobertura arbustiva, y que el consumo post-dispersivo no difería de manera importante entre suelo desnudo o bajo cobertura (Milesi 2006, Milesi et al. 2008, Milesi y Marone 2015). Los autores sugirieron que no existiría entonces un micrositio seguro para las semillas, el cual podría ser el caso también en nuestro sitio de estudio.

El análisis a escala de transectas en este trabajo mostró que la exploración correlacionó positivamente con la abundancia de aves. Este resultado apoya a la hipótesis 1 que establece que la probabilidad de que un parche sea explorado en un cierto período de tiempo aumenta con la cantidad de consumidores buscando semillas en el área. También a escala de campos se encontró que la exploración promedio fue mayor en “El Dulce”, que fue el campo que presentó la mayor abundancia de aves (Fig. 7) y la mejor calidad de pastos (Fig. 10). Otros trabajos en el Monte central muestran, mediante comparaciones a escala de ambiente, este mismo patrón general que vincula de manera directa la abundancia de semillas con la abundancia de aves (e.g., Marone 1992, Blendinger y Ojeda 2001, Gonnet 2001, Sagario datos no publicados) y con la exploración y su presión asociada sobre el banco de semillas (Rodríguez Planes 2012, Andrade 2016). Sin embargo, una mayor abundancia de aves granívoras y una mayor exploración en determinados sitios puede no ser, sólo, consecuencia de una mayor abundancia de alimento disponible y existen otros factores (e.g., la estructura de la vegetación leñosa, ver más adelante) que pueden modificar tanto la abundancia como los patrones de uso del espacio de las aves.

El pastoreo sostenido (incluso con cargas moderadas) está asociado en esta región (y en otras regiones áridas y semiáridas donde el pastoreo extensivo es el uso antrópico de la tierra más frecuente) con una disminución de la cobertura de gramíneas, sobre todo aquellas que dan semillas preferidas por las aves (ver Pol et al. 2014 y citas en este trabajo). Si bien en este trabajo no se cuantificó el banco de semillas directamente sí se tuvieron en cuenta variables que pueden reflejar la abundancia de alimento: abundancia de bostas y cobertura y calidad de los pastos. La exploración individual (remoción de semillas per cápita) correlacionó negativamente con la calidad de los pastos (Fig. 11). Esto apoya a la hipótesis 2 que postula que la probabilidad de que un parche sea explorado aumenta al disminuir la calidad del entorno, ya que el área de acción de las aves aumenta al disminuir la abundancia de alimento (e.g., Enoksson y Nilsson 1983, Marshall y Cooper 2004, López-Sepulcre y Kokko 2005). En particular, estudios realizados en el Monte central muestran que ante la reducción de las semillas preferidas en el banco del suelo algunas especies de aves granívoras responden incrementando el tamaño de sus territorios durante primavera-verano (Sagario 2011, Zarco 2016). Los resultados de este trabajo sugieren que este tipo de respuesta podría extenderse a la exploración en otoño-invierno, cuando varias de ellas se desplazan en bandadas multiespecíficas. Esto implicaría que en los ambientes de menor calidad en el Monte (por ejemplo, aquellos sobre-pastoreados), si bien la abundancia de aves suele ser más baja (ver párrafo anterior), la detección de parches con semillas no necesariamente disminuiría de manera proporcional, ya que cada ave exploraría un sector más extenso. De acuerdo a las implicancias de la Teoría de forrajeo óptimo (ver *Introducción*) se esperaba un resultado similar para la explotación (i.e., mayor explotación de los parches con entornos de menor calidad, ver hipótesis 4). Los experimentos de este trabajo mostraron, aunque de manera muy débil, la tendencia opuesta ya que las bandejas en las transectas con menor calidad de pastos (i.e., los parches con mayor valor relativo) fueron las menos explotadas (Fig. 13). Esta relación positiva entre abundancia de alimento en el ambiente y explotación podría explicarse también por una alta movilidad de las aves granívoras en estos sitios. Si la explotación de las bandejas se da en más de un evento (i.e., el consumidor no explota la bandeja hasta su densidad de abandono esperada en una única visita) entonces la baja remoción puede derivar de la baja probabilidad de revisita por el

mismo u otro individuo en un ambiente de menor calidad, donde el área a recorrer para obtener los recursos necesarios sería más extensa.

La abundancia de alimento es un factor importante, aunque no el único, que determina si un sitio es o no es elegido por las aves para alimentarse (Schneider 1984, Wiens et al. 1985, Brown 1988, Repasky y Schluter 1994, Milesi y Marone 2015). Algunos resultados del trabajo estuvieron en concordancia con las predicciones planteadas para las hipótesis 3 y 5. Las predicciones planteaban que los componentes del consumo variarían con características de la vegetación que estuvieran asociadas a la percepción del riesgo de predación por las aves. Si bien la asociación con la exploración fue más débil, ambos componentes del consumo mostraron una asociación positiva con la presencia de árboles. La ocurrencia de mayor explotación y exploración en cercanía a árboles ya había sido reportada en otros trabajos realizados en el Monte central (Milesi 2006, Milesi et al. 2008, Rodríguez Planes 2012). Existe numerosa evidencia de que el uso del espacio en función de la distancia y altura de los árboles estaría relacionado con el riesgo de predación real o percibido (Walther y Gosler 2001, Brown y Kotler 2004, Schmidt et al. 2010, Tellez-Farfán y Sánchez 2016). Otro de los resultados obtenidos que también pueden explicarse en función del riesgo de predación es la correlación negativa hallada entre la exploración y la cobertura de arbustos bajos, que actuarían reduciendo la visibilidad del entorno de las aves alimentándose en el suelo (predicción 3 b). Alimentarse en el suelo, sin cobertura muy cercana (pero cerca de sitios de refugio como los árboles), les permitiría detectar y evadir más rápidamente a los predadores (Schluter 1988, Whittingham et al. 2004).

En síntesis, esta tesis buscó suplementar el conocimiento existente sobre la historia natural de las aves granívoras en el desierto del Monte central y su efecto sobre las semillas que consumen en diferentes contextos. En particular, intentó buscar evidencias de si los componentes del comportamiento de alimentación de las aves granívoras (exploración del entorno y explotación de semillas en los parches detectados) varían en función de una serie de características potencialmente relevantes y variables en el área. Uno de los resultados fue que la tasa de remoción de semillas fue más baja de lo esperado y resultó espacialmente variable en días consecutivos, aportando evidencias de la alta movilidad de las aves en este ambiente

pero disminuyendo las probabilidades de encontrar patrones explicativos fuertes. Por otra parte, si bien la aproximación correlacional empleada no permite establecer fehacientemente las causas de las relaciones halladas, eso es más problemático cuando las principales variables explicativas medidas (abundancia de aves, calidad y cobertura de pastos, presencia de árboles) resultaron correlacionadas entre sí a pesar de lo intentado mediante el diseño de muestreo (e.g., representar en las transectas el mayor rango de variación posible en la zona, desacoplar los factores medidos para que no quedasen todos ellos determinados a la escala de campo). Si las aves están respondiendo a los factores medidos a una escala más amplia que la de las transectas (e.g., a la condición promedio del campo) entonces la ausencia de correlaciones fuertes a escalas menores es esperable. Aún con esas limitaciones, este trabajo permitió encontrar evidencias que corroboran patrones generales reportados para el Monte: la remoción de semillas es más intensa en sitios donde la abundancia de aves, la calidad de semillas y la cobertura leñosa alta son mayores, y no existen micrositios seguros para las semillas. Además, por ser el primer trabajo en el que se midió la abundancia de aves en simultáneo con la remoción de semillas, aporta evidencia novedosa acerca de que la vulnerabilidad de las semillas se mantiene alta aún en ambientes de baja calidad donde varían simultáneamente la abundancia de aves y su uso del espacio. Si la explotación de semillas en los parches fuese más intensa en aquellos donde la disponibilidad inicial es más alta (Milesi y Marone 2015), aun cuando eso se manifieste en tiempos más largos por la mayor movilidad de las aves, eso podría “homogeneizar” el banco de semillas limitando el reclutamiento de las plantas (Andrade 2016), en especial de las gramíneas con semillas medianas y grandes, preferidas y más consumidas por las aves (Lopez de Casenave 2001, Cueto et al. 2006b, Camin et al. 2015).

Bibliografía

Andrade, L. E. 2016. Interacciones planta-animal en el desierto del Monte central: granivoría, herbivoría y el establecimiento de plantas herbáceas. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

Blendinger, P. G. y R. Ojeda. 2001. Seed supply as a limiting factor for granivorous bird assemblages in the Monte Desert, Argentina. Austral Ecology **26**:413-422.

Brown, J. H., D. W. Davidson, J. C. Munger, y R. S. Inouye. 1986. Experimental community ecology: the desert granivore system. Páginas 41-61; editores J. M. Diamond y T. J. Case; en Community ecology. Harper and Row, New York.

Brown, J. H., J. J. Grover, D. W. Davidson, y G. A. Lieberman. 1975. A preliminary study of seed predation in desert and montane habitats. Ecology **56**:987-992.

Brown, J. S. 1988. Patch use as an indication of habitat preference, predation risk, and competition. Behavioral Ecology and Sociobiology **22**:37-47

Brown, J. S. 1989. Desert rodent community structure: a test of four mechanisms of coexistence. Ecological Monographs **59**:1-20.

Brown, J. S. y B. P. Kotler. 2004. Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. Ecology Letters **7**:999-1014.

Camin, 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.

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.

Cingolani, A. M., J. Anchorena, S. L. Stoffella, y M. B. Collantes. 2002. A landscape-scale model for optimal management of sheep grazing in the Magellanic steppe. Applied vegetation science **5**:159-166.

Cueto, V. R., J. Lopez de Casenave, M. C. Sagario, y J. Damonte. 2006a. Relación aves-vegetación: importancia de los algarrobales para la avifauna del desierto del monte. Páginas 244 - 246 Situación Ambiental Argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.

Cueto, V. R., L. Marone, y J. Lopez de Casenave. 2006b. Seed preferences in sparrow species of the Monte desert, Argentina: implications for seed-granivore interactions. The Auk **123**:358-367.

Cueto, V. R., F. A. Milesi, y L. Marone. 2013. Litter and seed burying alter food availability and foraging efficiency of granivorous birds in the Monte desert. Journal of Avian Biology **44**:339-346.

Cueto, V. R., F. A. Milesi, M. C. Sagario, J. Lopez de Casenave, y L. Marone. 2011. Distribución geográfica y patrones de movimiento de la Monterita Canela (*Poospiza ornata*) y el Yal Carbonero (*Phrygilus carbonarius*) en Argentina. Ornitologia Neotropical **22**:483-494.

Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. Theoretical Population Biology. **9**:129-136.

Dean, W. R. J. y S. J. Milton. 2001. Responses of birds to rainfall and seed abundance in the southern Karoo, South Africa. Journal of Arid Environments **47**:101-121.

Enoksson, B. y S. G. Nilsson. 1983. Territory size and population density in relation to food supply in the nuthatch sitta europaea (Aves). Journal of Animal Ecology **52**:927-935.

Gonnet, J. M. 2001. Influence of cattle grazing on population density and species richness of granivorous birds (Emberizidae) in the arid plain of the Monte, Argentina. Journal of Arid Environments **48**:569-579.

Guevara, J. C., J. B. Cavagnaro, O. R. Estevez, y H. N. L. Hou. 1997. Productivity, management and development problems in the arid rangelands of the central Mendoza plains (Argentina). Journal of Arid Environments **35**:575-600.

Guevara, J. C., J. M. Gonnet, O. R. Estevez, y I. Prakash. 2001. Impact of cattle grazing on native perennial grasses in the arid rangelands of the Mendoza plain, Argentina. Páginas 69-86; editor I. Prakash; en Ecology of Desert Environments. Scientific, Jodhpur, India.

Guo, Q., D. B. Thompson, T. J. Valone, y J. H. Brown. 1995. The effects of vertebrate granivores and folivores on plant community structure in the Chihuahuan desert. Oikos **73**:251-259.

Hulme, P. E. 1994. Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. Journal of Ecology **82**:645-652.

Jones, J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. The Auk **118**:557-562.

Kelt, D. A., P. L. Meserve, y J. R. Gutiérrez. 2004. Seed removal by small mammals, birds and ants in semi-arid Chile, and comparison with other systems. Journal of Biogeography **31**:931-942.

Kerley, G. I. H. 1991. Seed removal by rodents, birds and ants in the semi-arid Karoo, South Africa. Journal of Arid Environments **20**:63-69.

Kerley, G. I. H. y W. G. Whitford. 2000. Impact of grazing and desertification in the Chihuahuan Desert: plant communities, granivores and granivory. The American Midland Naturalist **144**:78-91.

Kohlmann, S. G. y K. L. Risenhoover. 1996. Using artificial food patches to evaluate habitat quality for granivorous birds: an application of foraging theory. The Condor **98**:854-857.

López-Sepulcre, A. y H. Kokko. 2005. Territorial defense, territory size, and population regulation. The American naturalist **166**:317-329.

Lopez de Casenave, J. 2001. Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del Desierto del Monte. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Lopez de Casenave, J., V. R. Cueto, y L. Marone. 1998. Granivory in the Monte desert, Argentina: is it less intense than in other arid zones of the world? Global Ecology and Biogeography Letters **7**:197-204.

Lopez de Casenave, J., L. Marone, y V. R. Cueto. 1997. Patterns of habitat selection by wintering and breeding granivorous birds in the central Monte desert, Argentina. Revista Chilena de Historia Natural **70**:73-81.

Mares, M. A. y M. L. Rosenzweig. 1978. Granivory in North and South American deserts: rodents, birds, and ants. Ecology **59**:235-241.

Marone, L. 1990. Modifications of local and regional bird diversity after a fire in the Monte Desert, Argentina. Revista Chilena de Historia Natural. **63:** 187-195.

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

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

Marone, L., V. R. Cueto, F. A. Milesi, y J. Lopez de Casenave. 2004. Soil seed bank composition over desert microhabitats: patterns and plausible mechanisms. Canadian Journal of Botany **82**:1809-1816.

Marone, L. y M. E. Horno. 1997. Seed reserves in the central Monte Desert, Argentina: implications for granivory. Journal of Arid Environments **36**:661-670.

Marone, L., J. Lopez de Casenave, y V. Cueto. 2000. Granivory in southern South American deserts: conceptual issues and current evidence. BioScience **50**:123-132.

Marone, L., J. Lopez de Casenave, F. A. Milesi, y V. R. Cueto. 2008. Can seed-eating birds exert top-down effects on grasses of the Monte desert? Oikos **117:**611-619.

Marshall, M. R. y R. J. Cooper. 2004. Territory size of a migratory songbird in response to caterpillar density and foliage structure. Ecology **85**:432-445.

Meserve, P. L., D. A. Kelt, W. B. Milstead, y J. R. Gutiérrez. 2003. Thirteen years of shifting top-down and bottom-up control. BioScience **53**:633-646.

Meyer, M. D. y T. J. Valone. 1999. Foraging under multiple costs: The importance of predation, energetic, and assessment error costs to a desert forager. Oikos **87**:571-579.

Milesi, F. A. 2006. Selección de sitios de alimentación por aves granivoras en el desierto del Monte. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

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. The Auk **125**:473-484.

Milesi, F. A. y L. Marone. 2015. Exploration and exploitation of foraging patches by desert sparrows: environmental indicators and local evaluation of spatially correlated costs and benefits. Journal of Avian Biology **46**:225-235.

Milesi, F. A., L. Marone, J. Lopez de Casenave, V. R. Cueto, y E. T. Mezquida. 2002. Gremios de manejo como indicadores de las condiciones del ambiente: un estudio de caso con aves y perturbaciones del hábitat en el Monte central, Argentina. Ecología Austral. **12**:149-161.

Morris, D. W. y S. Mukherjee. 2007. Is density-dependent resource harvest a reliable habitat indicator for conservation and management? Israel journal of ecology & evolution **53**:371-387.

Morton, S. R. 1985. Granivory in Arid Regions: Comparison of Australia with North and South America. Ecology **66**:1859-1866.

Pol, R. G., G. I. Pirk, y L. Marone. 2010. Grass seed production in the central Monte desert during successive wet and dry years. Plant Ecology **208**:65-75.

Pol, R. G., M. C. Sagario, y L. Marone. 2014. Grazing impact on desert plants and soil seed banks: Implications for seed-eating animals. Acta Oecologica **55**:58-65.

Pyke, G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. Annual Review of Ecology and Systematics **15**:523-575.

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

Reed, A. W., G. A. Kaufman, y D. W. Kaufman. 2005. Rodent seed predation and GUDs: effect of burning and topography. Canadian Journal of Zoology **83**:1279-1285.

Repasky, R. R. y D. Schluter. 1994. Habitat distributions of wintering sparrows along an elevational gradient: Tests of the food, predation and microhabitat structure hypotheses. Journal of Animal Ecology **63**:569-582.

Rodríguez Planes, L. I. 2012. Semillas y aves granívoras en el desierto del Monte: selectividad dependiente de la frecuencia y del contexto, y potenciales efectos sobre las plantas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Roig, F. A., S. Roig-Juñent, y V. Corbalán. 2009. Biogeography of the Monte Desert. Journal of Arid Environments **73**:164-172.

Sagario, M. C. 2011. Limitación poblacional de las aves granívoras en la porción central del desierto del Monte. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

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

Schluter, D. 1988. The evolution of finch communities on islands and continents: Kenya vs. Galapagos. Ecological Monographs **58**:229-249.

Schmidt, K. A., S. R. X. Dall, y J. A. Van Gils. 2010. The ecology of information: an overview on the ecological significance of making informed decisions. Oikos **119**:304-316.

Schneider, K. J. 1984. Dominance, predation, and optimal foraging in white-throated sparrow flocks. Ecology **65**:1820-1827.

Simon, C. A. 1975. The influence of food abundance on territory size in the iguanid lizard sceloporus jarrovi. Ecology **56**:993-998.

Stephens, D. W. y J. R. Krebs. 1986. Foraging Theory, Princeton University Press, Princeton.

Tellez-Farfán, L. y F. A. Sánchez. 2016. Forrajeo de *Zonotrichia capensis* (Passeriformes: Emberizidae) y valor del parche en cercas vivas jóvenes de la sabana de Bogotá. Acta Biológica Colombiana **21**:379.

von Müller, A., A. M. Cingolani, M. V. Vaieretti, y D. Renison. 2012. Estimación de carga bovina localizada a partir de frecuencia de deposiciones en un pastizal de montaña. Ecología Austral. **22**:178-187.

Walther, B. y A. Gosler. 2001. The effects of food availability and distance to protective cover on the winter foraging behaviour of tits (Aves: Parus). Oecologia **129**:312-320.

Weisz, M. d. M., J. M. Nassar, y E. M. Pérez. 2012. Experimentos de oferta de semillas para estimar granivoría y sus errores metodológicos. Ecotropicos **25**:2.

Whittingham, M. J., S. J. Butler, J. L. Quinn, y W. Cresswell. 2004. The effect of limited visibility on vigilance behaviour and speed of predator detection: implications for the conservation of granivorous passerines. Oikos **106**:377-385.

Wiens, J. A., J. T. Rotenberry, y B. Van Horne. 1985. Territory size variations in shrubsteppe birds. The Auk. **102(3):**500-505.

Zar, J. H. 1984. Biostatistical analysis. 2nd. Prentice Hall USA.

Zarco, A. 2016. Influencia de la estructura de la vegetación y del alimento sobre el uso del espacio por las aves granívoras del desierto del Monte Central. Tesis

Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Agradecimientos

En primer lugar, agradezco a la Universidad de Buenos Aires, por haberme otorgado la Beca de ayuda económica Sarmiento que me permitió avanzar en la carrera.

A la Biblioteca Central “Luis Federico Leloir” de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, que con sus cargos equiparables a ayudantías de 2da me dieron la oportunidad de poder terminar mi carrera. A Ana y Susana. Al sector de Biblioteca Digital, a Martín, Mica, Claudia y al sector de Circulante, Vir, Flor, Barbi y todos los chicos con los que trabajamos día a día. Especialmente quiero agradecerle a Martín y Vir por todo su apoyo, por aconsejarme, guiarme y ayudarme.

A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la UBA, por educarme. A todos los profesores que tuve en especial a Roberto Bó y Diego Tuero. Por enseñarle a sus alumnos con pasión y dedicación, por aconsejarnos y guiarnos. Gracias a la institución y a sus profesores por darme la oportunidad de estudiar, aprender y alcanzar mi sueño de ser Bióloga. Lo más importante para mí es que me enseñaron a amar lo que hago.

A Taty no sólo por dirigirme en esta tesis sino por enseñarme todo lo que estuvo a su alcance, por dedicarme tiempo, explicarme con paciencia y guiarme. A Fer, por co-dirigirme, por explicarme y enseñarme. Al laboratorio de Ecología de Comunidades de Desierto (ECODES) que me dieron el espacio para aprender y crecer. Gracias a Javier, Brenda, Lu, Caro G., Flor y Caro P. Quiero agradecerle a Flor, por haber tenido que leer algún escrito mío, por escucharme, por sus palabras y sus consejos. También quiero agradecerle muy especialmente a Caro Paris, por sus palabras, por contenerme y aconsejarme, por contarme su experiencia de vida, por tener la palabra justa en el momento justo, por todas las risas y las lágrimas, por hacerme mirar siempre para adelante, por guiarme cuando me sentí perdida… por todo y más, gracias Caro!.

A todos mis amigos/as que me acompañaron durante todo este tiempo. Por todo el apoyo que me dieron y las fuerzas que me brindaron para seguir adelante a pesar de todo. En especial a Magui, por TODO lo que hiciste por mí. Siempre estuviste

ahí amiga, en las buenas y en las muy malas. También quiero agradecerle a Milu, por tanto años compartidos (desde el 1er día del CBC), por las alegrías y las fuerzas que nos dábamos para seguir adelante y cumplir con nuestro sueño.

A mi familia, mis tíos y primos de misiones y los de Buenos Aires, por tanto amor, alegría y comprensión. Quiero agradecerle especialmente y dedicarle esta tesis a mi primita Juanita, por tanto amor, por su sonrisa, por haber tenido la oportunidad de ser su prima y compartir muchos momentos juntas, aunque Dios se la llevara rápido.

A mi hermana Mariana, de quién aprendí muchas de las cosas de la vida. Por ser mi hermana mayor, darme el ejemplo y cuidarme siempre. A mischy, tommy, kero, santi y la Chanchu por ser parte de mi vida y acompañarme siempre.

A Javier (o panchinis como lo conocí yo), por amarme, por ser un pilar fundamental en mi vida y nunca dejarme caer. Por estar siempre, por tu sonrisa, por todo lo que hiciste por mi (que es muchísimo), por los proyectos, por una familia, por vivir una vida juntos. Por todo y más…Te Amo.

Por último y más importante, a mi mamá y papá, quienes hicieron todo y más para que pudiera crecer con amor. Gracias por ser un pilar en mi vida, por la paciencia y las alegrías, por levantarme cuando creí que ya no podía, por enseñarme a mirar más allá. Quiero dedicárselo especialmente a mi papá que, si bien Dios se lo llevó demasiado rápido, le hubiera encantado vivir este momento conmigo. Después de tanto esfuerzo al fin llegué pá!!! Desde el cielo, espero estés orgulloso de mi. Hago mías tus palabras: “Rendirse, Nunca!... retroceder, jamás!”.