

Tesis de Posgrado

Interacción plantas-aves dispersoras de semillas en un bosque chaqueño semiariado

Caziani, Sandra Mónica

1996

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias
Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

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:

Caziani, Sandra Mónica. (1996). Interacción plantas-aves dispersoras de semillas en un bosque chaqueño semiariado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2851_Caziani.pdf

Cita tipo Chicago:

Caziani, Sandra Mónica. "Interacción plantas-aves dispersoras de semillas en un bosque chaqueño semiariado". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1996. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2851_Caziani.pdf

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

Tema de Tesis:

**INTERACCION PLANTAS-AVES DISPERSORAS DE SEMILLAS
EN UN BOSQUE CHAQUEÑO SEMIARIDO.**

Autor: Lic. Sandra Mónica Caziani

Director: Dr. Jorge J. Protomastro

Lugar de Trabajo:

Facultad de Cs. Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta.

TESIS PRESENTADA PARA OPTAR
AL TÍTULO DE DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

1996

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

Tema de Tesis:

**INTERACCION PLANTAS-AVES DISPERSORAS DE SEMILLAS
EN UN BOSQUE CHAQUEÑO SEMIARIDO.**

Autor: Lic. Sandra Mónica Caziani

Director: Dr. Jorge J. Protomastro

Lugar de Trabajo:

Facultad de Cs. Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta.

TESIS PRESENTADA PARA OPTAR
AL TÍTULO DE DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

1996

INTERACTIONS BETWEEN PLANTS AND SEED-DISPERSING BIRDS IN A DRY CHACO WOODLAND. Sandra M. Caziani

KEYWORDS: *fleshy fruits, frugivorous birds, mutualism, diffuse coevolution, subtropical dry woodland, Copo Reserve, Santiago del Estero Province.*

ABSTRACT: The objective was analyzed the responses of frugivorous birds to temporal and spatial changes of fruit availability. Fleshy fruits were concentrated in the understory ripening in the wet season (october to march). Three bird species dispersed great part of the fruits: the Chaco Chachalaca (*Ortalis canicollis*) permanent resident, and the Creamy-bellied Thrush (*Turdus amaurochalinus*) and the Small-billed Elaenia (*Elaenia parvirostris*). The two laterers were spring-summer residents, stayed in the woodland during the fruiting peak. The Chaco Chachalaca ate more fruit in the wet season than in the dry season. Great body size to the wing's long, and narrow bill were asociated with gregarious birds that taken fruits from perches (chachalacas and thrushes). Thrushes mainly consumed bunched fruits in comparison with Elaenias and this pattern was similar between forest and years. Elaenias (small body size, flat bills) flew for fruits. Intact forest undestory was consistently poor in both fruit availability and avian disperser captures than gaps, and ecotones between forest and natural grassland.

INTERACCION PLANTAS-AVES DISPERSORAS DE SEMILLAS EN UN BOSQUE CHAQUEÑO SEMIARIDO. Sandra M. Caziani.

PALABRAS CLAVES: *Frutos nutritivos, aves frugívoras, mutualismo, coevolución difusa, bosque subtropical seco, Reserva de Copo, Provincia de Santiago del Estero.*

RESUMEN: El objetivo fue analizar la respuesta de las aves dispersoras de semillas a variaciones temporales y espaciales de la oferta de frutos nutritivos. Los frutos carnosos se concentraron en el sotobosque y maduraron en la estación húmeda (octubre-marzo). Tres especies de aves fueron las responsables de la mayor parte de la dispersión de frutos: la charata (*Ortalis canicollis*) residente permanente, y el zorzal blanco (*Turdus amaurochalinus*) y el fío pico corto (*Elaenia parvirostris*). Las poblaciones de las dos últimas especies residieron en el bosque solo en la estación húmeda coincidiendo con el pico de oferta de frutos carnosos. La charata, en la estación seca consumió menor cantidad de frutos que en la húmeda. Aves de mayor tamaño en relación a la longitud alar, con picos comprimidos, se alimentaron percheando y en grupos (charatas, y zorzales en menor grado) y aves más livianas y solitarias, con picos deprimidos, tomaron los frutos en vuelo (fíos). Los zorzales consumieron significativamente más frutos de especies con grandes cosechas que los fíos y esta tendencia fue similar entre bosques primarios y secundarios, y entre años de muestreo. El sotobosque fue pobre en frutos y frugívoros en comparación con pequeños claros dentro del bosque y ecotonos bosque-pastizal.

A mis padres, por creer
que la aventura de la biología
vale la pena.

A Pablo, por ser mi compañero
en todas las aventuras.

TABLA DE CONTENIDOS. (a)

Agradecimientos. Pág.vi.

Capítulo I: Teoría de la interacción plantas-animales

dispersores de semillas. Pág. 1.

I.1. Aspectos generales del mutualismo.

I.2. Frutos con dispersión endozoica y animales frugívoros.

I.3. La selección de los frutos: relaciones de costo beneficio.

I.4. El impacto de la dispersión en las poblaciones de plantas diseminadas: importancia funcional de los dispersores.

I.5. ¿Porque estudiar esta interacción en el chaco seco?. Incentivos y dificultades para el estudio de bosques bien conservados.

I.6. Esquema general de la tesis y planteo de hipótesis.

Capítulo II: Introducción al sistema en estudio. Pág. 30.

II.1. La Reserva Natural Provincial de Copo, Santiago del Estero.

II.2. Las plantas con frutos carnosos y sus dispersores.

II.3. Las aves frugívoras en otros bosques chaqueños.

Capítulo III: Actividad estacional de las aves frugívoras, granívoras e insectívoras. Pág. 55.

- Capítulo IV:** Aves frugívoras y consumo estacional de frutos. Pág. 80.
- Capítulo V:** Patrones de frugivoría entre bosques. Pág. 104.
- V.1. Abundancia y dieta de aves frugívoras en un bosque primario y un bosque secundario.
- V.2. Selección entre ofertas en manchones y ofertas ralas, por aves con distintos síndromes de adquisición de frutos.
- Capítulo VI:** Patrones de la interacción entre microhabitats: interior de bosque, claros y ecotonos de bosque con pastizal. Pág. 141.
- Capítulo VII:** Conclusiones y discusión general. Pág. 161.
- Referencias.** Pág. 169.
- Apéndice I.** Listas de aves de la región chaqueña. Pág. 188.
- Apéndice II.** Observaciones sobre los métodos de muestreo. Pág. 195.
- A:II.1. Muestreo de avifauna mediante redes de niebla.
- A:II.2. Muestreo de la dieta de las aves frugívoras.
- A:II.3. Estimación de las proporciones de recursos en las muestras de dieta.
- A:II.4. Muestreo de la disponibilidad de frutos.

(a). Las tablas y figuras se encuentran al final de cada capítulo.

AGRADECIMIENTOS

Durante gran parte del desarrollo de esta tesis me desempeñé como becaria de CONICET y docente de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la UBA. En la etapa final del trabajo, y actualmente, como docente en la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Salta. Me siento en deuda con estas instituciones que de numerosos modos apoyaron este trabajo.

Deseo agradecer particularmente al director de tesis Dr. Jorge Protomastro y a mis compañeros de trabajo en el campo y laboratorio en distintas épocas: Myriam Mermoz, Javier Lopez de Casenave, María Luisa Bolkovick, Pablo Pelotto, Alejandro Farji Brener y Alejandra Ribichich. En muchos modos fueron aliento, compañía, ayuda, y en todos encontré cosas buenas para imitar. Uno de los recuerdos más intensos del trabajo de campo fue la amistad y ayuda de dos familias santiagueñas: la de Don Boni y Doña Vicenta Perez, puesteros en la Reserva de Copo con sus hijos Toché, la Gringa y el Josecito; y la familia de Doña Juana Perez, de Pampa de los Guanacos. En particular agradezco la asistencia en el campo de José "Toché" Perez, Ramoncito Perez y don Benjamín Sanchez (alias "don Reyes" porque así llamaba a las redes de nieblas, en las que, según él, era experto). De ellos he recibido muchísimo afecto y cooperación.

Varias personas colaboraron con críticas, información, sugerencias de muestreo, determinación de ejemplares dudosos, discusión de listas de aves: Pablo Canevari, Marcelo Canevari,

Eduardo Carrizo, Manuel Nores y Rosendo Fraga. Pablo Canevari y Montserrat Carbonel generosamente me prestaron o cedieron redes de niebla, balanzas, pinzas y anillos. Sergio Mazzuchelli y Marcelo Gandini me ayudaron cuando comencé el trabajo de campo. El refractómetro de campo fue un préstamo de Josué Nuñez. El Dr. Navas me facilitó el acceso a la colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales. La Dirección de Bosques de la Provincia de Santiago del Estero me permitió trabajar en la Reserva de Copo. Quiero agradecer especialmente la colaboración de Marta Collantes quien se desempeñó desinteresadamente como mi directora de beca de CONICET y alentó siempre mi trabajo.

El trabajo de campo se realizó durante 14 meses en 1986-1987 (84 días de muestreo neto), y en las estaciones húmedas 1988-89 (43 días) y 1990-91 (32 días), pero el tiempo de permanencia en Copo fue mucho mayor (aproximadamente el doble). El muestreo a campo del verano 88-89 fue realizado junto con el director y con Myriam Mermoz, y el de 1990-91 con el director, Myriam Mermoz y Javier Lopez de Casenave. De estas campañas surgieron trabajos en coautoría, que no se incluyen en esta tesis, en los cuales comparamos la avifauna entre habitats y microhabitats de la reserva. El capítulo VI es un trabajo compartido con Myriam Mermoz y con el director. Agradezco especialmente a Myriam que me permitió incluir el trabajo completo en la tesis, fortaleciendo de este modo el análisis. Además del director, varios colegas y tres revisores anónimos comentaron versiones en formato de manuscrito de algunos de los capítulos: John Blake, Universidad de Missouri (Capítulos III y VI), Angela Schmitz, Universidad de Gainesville (capítulo IV), Virginia Mascitti,

Universidad de Jujuy (Capítulo III) y Myriam Mermoz, UBA (Capítulo VI). Ana Olsen (Universidad de Salta) sugirió las aplicaciones de ANOVA. Pablo Perovic dibujó los mapas y revisó la versión final.

Los fondos que parcialmente cubrieron el trabajo de campo fueron provistos al director de tesis por la Universidad de Buenos Aires, CONICET (PIA Dr. Eduardo Rapoport), y la sección Panamericana del Consejo Internacional para la Preservación de la Aves. La Universidad Nacional de Salta, a través de su Consejo de Investigaciones y de la Facultad de Ciencias Naturales dieron apoyo económico para la impresión del manuscrito y su presentación.

El trabajo de tesis sufrió tres interrupciones severas (falta de fondos, salud y problemas laborales). Además del azar, muchas personas contribuyeron para que a pesar de todo pudiese seguir adelante, Montse Carbonell colaboró en la gestión de fondos, revisores anónimos aprobaron becas y proyectos. Numerosos amigos, colegas y profesores estuvieron cerca cuando estuve enferma, en particular Jorge Protomastro, y mis compañeros de laboratorio, y Rosendo Fraga y Montse Carbonell. Mi médico, Daniel Debonis, me acompaña y alienta desde hace siete años. Stella Perez de Bianchi y Edmundo Quero me abrieron las puertas de la Universidad de Salta. Mi familia y amigos de Buenos Aires, y mis amigos de Salta, en particular Patricia Godoy y Luis Costantini, me acompañaron en toda clases de circunstancias y junto con Pablo Perovic, me alentaron a terminar este trabajo a pesar de las dificultades.

CAPITULO I:

TEORIA DE LA INTERACCION

PLANTAS-ANIMALES DISPERSORES DE SEMILLAS.

- I.1. Aspectos generales del mutualismo.
- I.2. Frutos con dispersión endozoica y animales frugívoros.
- I.3. La selección de los frutos: relaciones de costo beneficio.
- I.4. El impacto de la dispersión en las poblaciones de plantas diseminadas: importancia funcional de los dispersores.
- I.5. ¿Porque estudiar esta interacción en el chaco seco?. Incentivos y dificultades para el estudio de bosques bien conservados.
- I.6. Esquema general de la tesis y planteo de hipótesis.

RESUMEN:

1) La interacción mutualista entre plantas con frutos nutritivos y animales dispersores de semillas se caracteriza por la falta de relaciones especie-específicas, representando un caso de coevolución difusa. Sin embargo el elenco de dispersores de una especie de planta representa un subconjunto no casual de los posibles agentes y viceversa.

2) Varios caracteres de las plantas pueden ser seleccionados por los dispersores: características de los frutos (tamaño, pulpa, nutrientes, etc.), de las infrutescencias, de las cosechas (tamaño, accesibilidad), fenología de fructificación, variables asociadas al nicho de regeneración. De otro modo también, caracteres o respuesta de los dispersores pueden asociarse al consumo de frutos: morfología (picos, aparato locomotor, caracteres del tubo digestivo), funciones digestivas, comportamiento de alimentación, movimientos espaciales, variaciones temporales, etc.

3) El objetivo del trabajo de tesis fue analizar la respuesta de las aves dispersoras de semillas (abundancia y dieta) a variaciones temporales (estacionalidad) y espaciales (ofertas amanchonadas y asociadas a microhabitats del bosque) de la oferta de frutos nutritivos .

I.1. Aspectos generales del mutualismo.

Dentro del conjunto de las interacciones entre plantas y animales podemos distinguir, de un modo general, aquellas que benefician a una especie pero perjudican a la otra (por ej.: herbivoría), o las relaciones mutualistas donde las especies participantes obtienen beneficios netos (por ej.: polinización, dispersión de semillas, protección por hormigas). Gran parte de las especies de plantas requieren de animales para la dispersión de semillas o la polinización. Estos servicios son recompensados con pulpa de frutos, semillas, polen, néctar, etc. representando un costo adicional para la planta, la cual se beneficiará con una reproducción o diseminación más exitosa. El resultado de una interacción mutualista será entonces un balance entre los costos y beneficios de asociarse con un dado participante. Este balance pudo variar en tiempos evolutivos, como en el caso de interacciones antagónicas inicialmente y luego mutualistas (ej.: depredadores de frutos, luego dispersores), o en tiempos ecológicos. Por ejemplo en la dispersión de semillas, el resultado dependerá de la abundancia de las poblaciones que participan, o la oferta de alimentos alternativos para los dispersores. Así también la recompensa de los frutos puede ser función del tamaño del individuo planta, o del habitat donde se encuentra. Sería entonces adecuado representar las interacciones ocupando posiciones, potencialmente dinámicas, en un continuo de posibles resultados (Bronstein 1994, Figura I.1) en contraposición con la descripción tradicional de las interacciones entre especies.

En la dispersión de semillas y en la polinización, la ventaja para los animales es muy clara: obtienen un recurso (azúcares, esencias, etc.). Sin embargo, desde el punto de vista de las plantas, la probabilidad de recibir algo a cambio no sería similar para estas dos interacciones (Tabla I.1). En síntesis, para las plantas el resultado de la dispersión de sus semillas parecer ser mucho más azaroso (o condicional) y estar menos "bajo su control" que en la polinización. De este modo es de esperar que la dispersión de semillas se presente como una interacción laxa y de baja especificidad. Sin embargo, en sus inicios, la teoría del mutualismo plantas-dispersores de semillas predecía dos tipos de interacciones: una especializada y otra generalista (Snow 1971, McKey 1975, Howe y Estabrook 1977, Stiles 1980). Frutos grandes y nutritivos (ricos en lípidos y proteínas) serían dispersados por frugívoros altamente especializados (dispersores de alta calidad). Frutos pequeños y pobres en nutrientes obtendrían una dispersión de baja calidad por medio de un ensamble de frugívoros generalistas. Pero los resultados de los estudios no concordaron con los postulados de Mc Key:

- a) Una especie de planta es comúnmente dispersada por numerosas especies de frugívoros (incluso de taxas muy diversos). Esto ocurre aún en especies con frutos con supuesta dispersión especializada, grandes y ricos en lípidos, como los de algunas Lauráceas (Snow 1981, Howe y Vande Kerckhove 1979).
- b) Los frugívoros consumen varios tipos de frutos, en general de diversa calidad, aún aquellos que incluyen en su dieta muy poco o nada de otros recursos.

Sin embargo plantas y animales que participan en esta interacción muestran conjuntos de adaptaciones, llamados "síndromes", que hablan de una historia evolutiva en común. El termino *coevolución* es definido de una modo específico por Janzen (1980). Esta ocurre cuando un rasgo de una especie ha evolucionado en respuesta a una característica de otra cuyo carácter a su vez ha evolucionado en respuesta a la primera. Por lo tanto, asía definida, requiere *especificidad y reciprocidad*. Sin embargo la mayoría de las especies interactuan con un conjunto de otras especies, y es dudoso que todas estas evolucionen del mismo modo en respuesta a un cambio evolutivo de una de las especies. Más probablemente, una planta con frutos carnosos habrá evolucionado en respuesta a un grupo o tipo de dispersor más que a un dispersor específico (Futuyma 1986, Futuyma y Slatkin 1983). Esta interacción evolutiva recíproca entre clases o conjuntos de especies es denominada *coevolución difusa*, y parece ser la regla en la naturaleza, siendo los fenómenos de *coevolución sensu stricto* mucho menos frecuentes. A mayor número de especies interactuantes sería de esperar menor tasa y precisión de la *coevolución* (Wheelwright y Orrians 1982, Howe 1984a). Para que haya tenido lugar *coevolución* específica:

- a) Se deberían superar las restricciones a la evolución en general (pleiotropismo, ligamiento, restricciones funcionales, valles adaptativos, flujo de genes, etc.).
- b) Las tasas de evolución de ambas especies deberían ser similares.
- c) La interacción entre las especies debería ser fuerte, tal que resulte en presiones selectivas intensas y direccionales.

En particular para la dispersión de semillas varios autores mencionan *restricciones a la coevolución especie-específica* (Wheelwright y Orians 1982, Herrera 1985, Howe y Westley 1988):

a) La planta no puede "dirigir" la semilla. El dispersor no posee un blanco u objetivo al cual dirigirse como en el caso de la polinización. A pesar de esto, el comportamiento espacial y temporal de los dispersores no es tan impredecible como se creía. Sin embargo una consecuencia obvia de que un fruto sea muy atractivo es que el dispersor permanezca en la planta o que se dirija a plantas de la misma especie, comportamientos, que dependiendo del tiempo de retención de la semilla, podría ser un "mal negocio" para algunas especies de plantas.

b) Otra característica que refuerza la ausencia de un blanco, es que el *sitio apropiado* para el establecimiento de la semilla puede ser impredecible en tiempo y espacio. Suele ser un conjunto de condiciones más que un lugar físico permanente, e incluso la semilla puede llegar a él antes de que esas condiciones tengan lugar. Este sitio apropiado no posee en general claves para su reconocimiento.

Una excepción interesante a estas dos primeras "reglas" son las ligas o muérdagos con frutos carnosos. En este tipo de plantas el sitio seguro es conocido en forma bastante precisa: ramas de la planta huésped dentro de un cierto intervalo de clases diamétricas. Las semillas ha menudo son defecadas o regurgitadas en forma de tiras viscosas, de modo tal que el pájaro se deshace de ellas refregando la cloaca o el pico contra una rama (Reid 1989, 1991). Sin embargo aún en este caso en particular se trata de una interacción entre varias especies de

plantas y aves. También plantas asociadas a claros (Murray 1988) el blanco para establecer la semilla puede ser bastante preciso.

c) Las aves seleccionan las plantas por los caracteres de la oferta, sin embargo algunos de estos caracteres podrían tener baja heredabilidad (por ejemplo: el tamaño de la cosecha, asociado por ej. al tamaño de la planta, las condiciones de iluminación, etc.) por lo tanto el éxito de un determinado genotipo podría ser poco predecible.

d) El *ambiente de fructificación* (o *efecto de vecindario*), constituido por las ofertas vecinas, afecta la preferencia por los frutos y no se encuentra bajo el control de la planta madre.

e) Si la calidad de los diferentes dispersores no es netamente distinta, para una planta sería mejor poseer un amplio elenco de dispersores.

g) Pocas plantas fructifican todo el año, existen en general períodos de escasez de frutos, y muy pocos frugívoros comen solo frutos, esto prevendría la existencia de interacciones fuertes entre especies. Una sola especie de ave, el guácharo (*Steatornis caripensis*) sería exclusivamente frugívora (inclusive durante la alimentación de los pichones), sin embargo frutos de varias especies intervienen en su dieta (Phelps y Meyer de Schauensee 1978).

h) Una misma especie es dispersada por distintos frugívoros en la extensión de su rango geográfico. Del mismo modo los frugívoros utilizan distintos recursos dentro de su área de distribución. No es claro que las presiones selectivas de distintos dispersores sigan la misma dirección (por ej. sobre características de los frutos).

i) Las tasas de evolución no parecen ser similares, a lo largo de la existencia de una especie de planta, los dispersores han sufrido extinciones y sucesivos reemplazos. En particular la tasa de evolución de los frutos es aún menor que la tasa de especiación, especies de un dado género suelen tener frutos muy parecidos (Herrera 1989, 1992).

j) Pueden existir presiones de selección antagónicas de otros organismos como los patógenos de frutos, o de otros recursos que intervienen en la alimentación de los frugívoros (insectos, hojas, vertebrados).

I.2. Frutos con dispersión endozoica y animales frugívoros.

Los frutos carnosos o arilados constituyen un recurso conspicuo y accesible (Snow 1971). En comparación con insectos y semillas, la pulpa es rica en hidratos de carbono y pobre en proteínas y lípidos (Moermond y Denslow 1985). Su contenido de agua es muy alto (aproximadamente 80%) y la pulpa es pobre en fibras. A pesar de parecer un recurso de baja calidad, los nutrientes son fácilmente asimilables desde la solución acuosa y proporcionan energía rápida.

Los frutos dispersados por aves son generalmente pequeños a medianos (alrededor de 10 mm) de color negro, violeta, rojo, naranja, o blanco, e inodoros. Los mamíferos suelen consumir frutos aromáticos, de mayor tamaño, de color marrón, amarillo, verde, naranja, a menudo con cáscara o que caen al suelo al madurar. En particular, los frutos dispersados por murciélagos suelen tener "mal olor" y son péndulos (Snow 1971, Janson 1983,

Howe y Westley 1988). El hecho de que grupos de frutos respondan a un conjunto de dispersores refuerza la idea de no especificidad en esta interacción. Las variaciones en las características de los frutos no han sido explicadas en relación a la frugivoría sino por la filogenia, las restricciones arquitectónicas y los patrones de alocaación de energía de las especies (Herrera 1987). La tasa de evolución de los frutos es más lenta que la tasa de especiación.

El término "frugívoro" es utilizado, en la mayoría de los trabajos, en sentido amplio para indicar animales que consumen frutos carnosos ya sea que utilicen la pulpa, el fruto entero, destruyan sus semillas, las deje intactas, o solo "roben" pulpa de frutos sobre la planta (ej.: Foster 1987, Traveset 1994). Sin embargo, desde el punto de vista del mutualismo esta generalización es poco fructífera (Howe 1989), y sería preferible restringir el término a aquellos animales:

- a) que consumen frutos carnosos depositando sus semillas, potencialmente, con capacidad de germinar;
- b) y para los cuales los frutos constituyen una proporción considerable de su dieta; (Howe y Westley 1988).

Sin embargo en el mundo natural, poco respetuoso de las definiciones, hay animales que depredan y dispersan frutos al mismo tiempo. Un ejemplo de esto son aquellos que entierran o esconden frutos para comerlos luego, pero "olvidan" parte de ellos, que son los dispersados (ejemplo claro de resultado condicional). Otros animales dispersan frutos de ciertas especies pero destruyen los de otras (ej: Varela y Brown 1995,

para tapires y pecaríes). La definición tampoco es precisa al decir que los frutos forman "una parte considerable de la dieta", pero al menos hace énfasis en que el consumo de frutos no es casual, y que estos, de algún modo son buscados y seleccionados. Con estas salvedades, utilizo el término frugívoro en sentido estricto (Howe y Westley 1988) porque resalta el carácter mutualista de la interacción, considerando frugívoros aquellos animales que proveen a la planta del servicio de la dispersión.

Los frugívoros son particulares dentro de los animales que buscan su alimento, porque utilizan un recurso accesible, que se hace visible y en general abundante. De este modo dentro del tiempo empleado en la obtención y procesamiento del alimento, el tiempo de búsqueda sería menos importante que el de manipuleo (incluyendo en este el tiempo de digestión) (Courtney y Sallabanks 1992). Una de las principales restricciones para un ave que consume grandes cantidades de frutos será la manipulación del lastre que representa la semilla. La semilla al ocupar espacio en el tubo digestivo puede impedir el consumo de un mayor número de frutos. Los frugívoros han resuelto de modos diversos el problema del lastre de las semillas: pasar rápidamente los frutos por el tubo digestivo (Herrera 1984a), regurgitar las semillas (permanecen asía mucho menos tiempo en el tubo digestivo), desprenderlas previamente del fruto (Levey et al. 1984), o seleccionar frutos con alta relación pulpa/semilla (Howe y Vander Kerckhove 1980). Algunos frugívoros presentan el esófago distendido que funciona a modo de "buche" (Levey y Duke 1992), por ejemplo en la charata (Ortalis canicollis) (obs. pers.), esto les permite consumir muchos más frutos por visita,

y procesarlos posteriormente. Las aves frugívoras en general presentan caracteres asociados al uso de frutos como recurso: altas velocidad de pasaje por el tubo digestivo, grandes comisuras y estómagos poco musculosos (carecen de molleja). Sin embargo la mayor parte de las aves frugívoras no consumen solo frutos ni lo hacen todo el año, por lo tanto ciertas adaptaciones podrían ser también explicadas por la adquisición de otros tipos de recursos, como insectos. Algunos autores proponen que las adaptaciones más importantes a la frugivoría son funcionales y no anatómicas (Bosque y Parra 1992, Levey y Duke 1992). Por ejemplo, en galliformes, se describió un movimiento del intestino delgado que devuelve la ingesta al estómago, más frecuente a medida que el tubo digestivo se va vaciando (Clench y Mathias 1992). Esto permitiría separar más pulpa de la semilla, absorber mayor cantidad de nutrientes, y secundariamente aumentaría el tiempo de retención de las semillas en el tubo digestivo.

Se ha observado que las aves adquieren y manipulan frutos de acuerdo a ciertos patrones generales (Moermond y Denslow 1985, Levey 1987). En primer lugar se observaron aves que toman los frutos en su mayor parte desde perchas y otras que lo hacen en vuelo (Tabla I.2). Luego al manipular el fruto en el pico, la mayor parte de las aves tragan el fruto entero y solo algunas lo aplastan antes de tragarlo (Tabla I.3). La importancia de estos comportamientos se relaciona con su efecto sobre la selección de los frutos a consumir y el posible patrón de deposición de las semillas. Aves percheadoras seleccionarán frutos de disposición agrupada y depositarán las semillas con mayor probabilidad cerca de las perchas. Las voladoras podrían ser indiferentes al

agrupamiento pero preferir frutos terminales, muy expuestos o péndulos y probablemente dispersen las semillas a mayores distancias. Las aves que consumen el fruto entero muestran una asociación positiva entre el tamaño máximo de los frutos que usan y el ancho de la comisura, sin embargo las que machacan frutos utilizan tamaños mayores que los predichos por el tamaño del rictus (Wheelwright 1985b). Una consecuencia de esto es que regurgitan más semillas y las depositan cerca de la planta madre, porque las semillas permanecen menos tiempo en el tubo digestivo. Así también parte de la pulpa es desperdiciada al caer junto con las semillas.

I.3. La selección de los frutos: relaciones de costo beneficio.

Martin (1985a) plantea un modelo general para estimar el beneficio neto que otorga un fruto dado a una especie de frugívoro. El beneficio neto será el resultado de la recompensa que otorga un fruto descontando el costo de obtenerlo por unidad de tiempo. Si las aves se alimentaran en forma óptima (Krebs y Mc Cleery 1984) sería de esperar que prefirieran frutos con mayor relación recompensa a costos de obtención. Un mismo fruto podría tener distintos costos de obtención para frugívoros con distintas restricciones morfológicas. Del mismo modo, un fruto de baja recompensa (poca pulpa, baja relación pulpa semilla, pobre en nutrientes) podría ser conveniente si los costos de obtenerlo son bajos.

Existen varias aproximaciones para estudiar las preferencias

de las aves frugívoras y su concordancia con los modelos de optimización de la energía ganada por unidad de tiempo:

- a) Experiencias en cautiverio (jaulas y aviarios).
- b) Experiencias manipulando sistemas naturales.
- c) Experimentos naturales: comparando situaciones preexistentes en el campo.

Así también, el proceso de selección puede considerarse como un proceso jerárquico: un frugívoro decidirá en primer lugar a que parche ir a comer y luego, en el parche, podrá también seleccionar entre los frutos disponibles (Sallabanks 1993b). Por lo tanto existirá un proceso de selección interespecífica (visitar un árbol y otro de otra especie) y diversos niveles de selección intraespecífica (entre árboles de la misma especie, entre frutos del mismo árbol). Incluso a una escala mucho mayor la existencia de "tracking", movimientos masivos de aves frugívoras entre bosque o pisos altitudinales, muestra un primer nivel primero donde quizá la abundancia global de la oferta sea el criterio utilizado (Rey 1995, Kinnaird et al. 1996).

Los resultados de los estudios de selección realizados en jaulas son claros y consistentes (Levey et al. 1984, Denslow et al. 1986, Moermond et al. 1986):

- a) Las preferencias son transitivas, si los frutos de la especie A son más apetecidos que los de la especie B, y los de B más preferidos con respecto a una especie C, los frutos de A son más apetecidos que los de C.
- b) Cuando la distancia al fruto preferido se incrementa, las aves eligen frutos no tan apetecidos, a pesar de que los otros se

encuentran disponibles.

c) La ubicación de los frutos con respecto a una percha afecta su selección y esto está asociado a la morfología del ave. La elección en aves que toman frutos desde perchas se vio afectada por las propiedades de la percha. La posición de los frutos con respecto a obstáculos fue importante para las aves que obtenían los frutos en vuelo .

Numerosos estudios han analizado las claves de la selección entre los frutos de una misma especie, ya sea entre plantas o en la misma planta. Moore y Willson (1982), y Davidar y Morton (1986) y Murray (1987) encuentran asociación positiva entre el tamaño de la cosecha y el número de frutos removidos. También se asocian el tamaño de la cosecha con la frecuencia de visitas de los frugívoros (Howe y De Steve 1979, Howe y Vander Kerckhove 1979, 1980, Jordano 1987).

También son seleccionadas diferencialmente plantas agrupadas versus aisladas (Sargent 1990) o que ocupan distintos microhabitats en un bosque. Thompson y Willson (1978), y Moore y Willson (1982) encuentran que los frutos de individuos en claros o bordes de bosque son removidos en primer lugar. La remoción temprana podría representar una ventaja si disminuyera la mortalidad de frutos por patógenos sobre la planta o si el mayor desarrollo confiriera a una plántula mayor habilidad competitiva.

Existen también evidencias de que los frugívoros prefieren frutos de mayor relación pulpa/semilla (Howe y Vander Kerckhove

1980) o más pulpa (Johnson et al. 1985). El número de semillas y la relación pulpa semilla parecen estar asociados. Las aves utilizan frutos con más semillas pero no tan grandes que el costo de manipuleo se incremente demasiado (Hedge et al. 1991).

Que la selección de los frutos tenga reglas claras que evidencia la importancia de los costos de manipulación y obtención es relevante para el mutualismo porque, en primer lugar, muestra que a pesar de que un mismo fruto es consumido por una variedad de aves, estas representan un subconjunto no casual de los dispersores disponibles (Fuentes 1994, Traveset 1994). La morfología del ave, que también condiciona la elección, y su modo de manipular los frutos afectarán el patrón de deposición resultante (asociado a la eficiencia del dispersor, ver a continuación). En segundo lugar, factores como la abundancia de una oferta puede incidir sobre la elección con mucha mayor intensidad que las propiedades de sus frutos, así como la presencia de otras ofertas simultáneas.

I.4. El impacto de la dispersión en las poblaciones de las plantas diseminadas: importancia funcional de los dispersores.

Dentro de la interacción frugívoro-planta, numerosos patrones y procesos pueden ser analizados (Tabla I.4) ya sea a nivel individual, poblacional o comunitario. Sin embargo a pesar de los numerosos estudios sobre este mutualismo, muy pocos analizan el impacto de la dispersión en las poblaciones de las plantas (Howe 1989, Willson y Whelan 1993, Herrera et al. 1994) o se aproximan a la importancia funcional de los dispersores

(Sargent 1990, Sallabanks 1993b, Clergeau 1992, Izhaki et al. 1991). En particular las dificultades metodológicas de medir el impacto de la dispersión son muy grandes. A diferencia de la polinización donde el éxito puede medirse como el número de frutos producidos o es posible aislar el efecto de diversos vectores, la ausencia de un blanco adonde dirigir la semilla dificulta la tarea de medir la contribución de los distintos dispersores o el reclutamiento de un cierto individuos planta..

De un modo general y cualitativo el efecto de un dado dispersor sobre el reclutamiento se ha estimado como la calidad del dispersor o su legitimidad (Bustamante et al. 1992, Bustamante y Canals 1995). Reid (1989) distingue dos componentes de calidad:

- a) *Eficiencia*: probabilidad de que una semilla dispersada por un vector particular sea depositada en un sitio seguro y germine.
- b) *Eficacia*: proporción de las plántulas de una población que han sido diseminadas por un vector particular.

Evidentemente la contribución de los diversos vectores dependerá en primer lugar de los factores que tienen que ver con la eficiencia de estos:

- a) si un fruto es o no consumido dependerá de los criterios de selección del dispersor y sus restricciones morfológicas, (ver I.3),
- b) el estado en que se depositen las semillas estará relacionado al tratamiento que reciban en el tubo digestivo (Barnea et al. 1990, 1991, Izhaki y Safriel 1991, Clergeau 1992, Ellison et al. 1993, Murray et al. 1994).

c) su ubicación en un sitio adecuado dependerá de la selección de habitat del vector, el tiempo de retención y de los sitios y modos más frecuente de deposición (Levey et al. 1994, y otros).

En cuanto al punto b) los resultados de los trabajos muestran que la probabilidad de germinar y su velocidad cambian con el pasaje por el ave, dependiendo de la especie de dispersor y de especie consumida. Solo dos trabajos mostraron algún patrón más claro, Murray y otros (1994) encontraron que las semillas de una especie germinaban más rápido si eran retenidas poco tiempo (pero se "desplazaban" menos), y Ellison y otros (1993) encontraron que el pasaje por aves hacia germinar más lento a las semillas de plantas tolerantes a la sombra, y más rápido a las exigentes con la luz.

Finalmente, la eficacia de un vector estará relacionada con el número de semillas movilizadas: resultado del grado de frugivoría del dispersor, su tamaño corporal y su tamaño poblacional. De algún modo, por una mera cuestión numérica, es más probable que un vector sea más eficaz si es muy frugívoro, de gran tamaño o muy abundante (un dispersor de gran biomasa en el sistema), a pesar de que sea poco eficiente. Esto tendría consecuencias interesantes desde el punto de vista del mutualismo y de la biología de la conservación. En cuanto al mutualismo, un vector con estas características podría ejercer las presiones selectivas más intensas sobre las plantas. Desde el punto de vista de la conservación biológica, constituirían especies claves para la regeneración por semillas de ciertas especies vegetales. Suponiendo un grado similar de frugivoría, altas biomásas de

dispersos podrían ocurrir en especies de gran tamaño corporal (como los crácidos, y a causa de esto probablemente vulnerables en si mismas) o en especies medianas o pequeñas pero muy numerosas, las cuales serían especies comunes (al menos localmente) pero sin embargo claves desde el punto de vista del servicio de la dispersión.

I.5. ¿Porque estudiar esta interacción en el chaco seco?. Incentivos y dificultades para el estudio de bosques bien conservados.

En el Neotropico, gran parte de los estudios sobre esta interacción se han realizado en el trópico, ya sea en selvas aunque también en bosques secos de Costa Rica (Palo Verde) o Venezuela (Snow 1981, Howe 1983, Wheelwright et al. 1984, Howe et al. 1985, Fleming et al. 1987, Blake y Loiselle 1991, Loiselle y Blake 1990, 1991, Poulin et al. 1992, 1993, 1994). Se trata de sistemas muy ricos, con numerosas plantas que poseen frutos carnosos y, donde a pesar de que existe un pico anual de oferta, hay frutos disponibles todo el año. Numerosas especies de aves son dispersoras y suelen utilizar frutos ricos en azúcares pero también frutos con altos contenidos de lípidos, como los de las lauráceas.

En el bosque chaqueño de Copo, la marcada estacionalidad climática concentra la producción de frutos carnosos en la estación húmeda. La diversidad de frutos es baja, y solo algunas especies producen cosechas abundantes. Los frutos dispersados por aves varían poco en tamaño y se concentran en el sotobosque.

Los insectos aparecen como el alimento más abundante a disposición de las aves. Sería de esperar que pocas especies de aves consuman importantes cantidades de frutos. La interacción entre menor número de especies podría presentar patrones más predecibles, y claros que los observados en sistemas más diversos.

Desde otro punto de vista, la Reserva de Copo incluye parte de los ambientes de Chaco seco mejor conservados de Argentina. En 1993 fue declarada Parque Natural Provincial y actualmente se encuentran avanzadas las gestiones entre la Administración de Parques Nacionales y la Provincia de Santiago del Estero para el establecimiento del Parque Nacional Copo. Más del 70% de su superficie (área norte) protege bosques sin modificaciones antrópicas conocidas. No se han descrito especies exóticas a excepción de unas 200 vacas en la parte sur de la Reserva, y unas 400 en el ángulo noroeste, concentrándose en los pastizales naturales. Una característica sobresaliente de esta área es su gran superficie y vecindad con extensas áreas bien conservadas.

En un paisaje altamente fragmentado como el actual, es casi difícil estudiar otra cosa que no sean islas de habitat. Gran parte de la ecología tropical ha sido estudiada en áreas protegidas de baja extensión inmersas en una matriz de cultivos y áreas desmontadas, por ejemplo en Costa Rica.

Los sistemas prístinos (o casi...) son importantes no solo por sus funciones, especies, como núcleos de áreas protegidas o fuente de individuos para áreas disturbadas, sino también como ecosistemas de referencia. Los estudios científicos en estos

ambientes pueden proveer las bases para un mejor manejo de los recursos, ya sea a los fines de conservarlos o de utilizarlos, y en particular, en el estudio de una interacción mutualista, es posible observar un conjunto de especies que han coexistido durante tiempos que exceden la escala de tiempo ecológico.

La fragmentación de los ambientes naturales es el resultado de disturbios antrópicos de distinto tipo e intensidad (Hobbs y Huenneke 1992). Una posible aproximación al estudio del efecto de estos cambios en los sistemas naturales es a partir de la interrupción del disturbio (por ejemplo, realizar clausuras para excluir al ganado). Sin embargo la modificación del ambiente es raramente reversible, y por lo tanto, será improbable discriminar el efecto original de las actividades sobre el sistema, salvo que sea posible la comparación con ecosistemas bien conservados. Sin embargo la mera conservación de la estructura del habitat no asegura la conservación de las especies que viven en él. En particular en Copo, relatos antiguos de los pobladores sugieren mayor abundancia de fauna (pecaríes, suris, tigres) aún durante la presencia del obraje maderero, 40 años atrás. Esta supuesta "defaunación" (Redford 1991, 1992) podría haber ocurrido a consecuencia del obraje, asociada a la caza de subsistencia, o a la sola presencia humana.

Sin embargo a las claras ventajas de estudiar en ecosistemas bien conservados y representados, se asocian dificultades. En el caso de Copo, en particular:

a) No existe acceso directo a la Reserva por ómnibus de línea. Se encuentra aproximadamente a 40 km por camino de tierra desde

la ruta Nacional 16. Hasta 1988 era necesario hacer trasbordos para llegar a Pampa de los Guanacos desde Bs. As. y el viaje duraba en total más de 24 horas.

b) La Reserva no posee caminos o picadas internas, en particular que permitan acceder a la zona norte, área con los bosques mejor conservados. Solo la picada de prospección petrolífera sirvió por un tiempo (1990-1991) como vía de acceso; de otro modo se llegaba a los sitios de muestreo a través de los pastizales ya sea a pie, a caballo, en zorra (carro), o en jeep.

c) Evidentemente, tampoco existía alojamiento alguno, de modo que se acampó. En el pueblo o cerca de los puestos, no era conveniente dormir a la intemperie (como se acostumbra en los pueblos de esa zona) por la abundancia de vinchucas.

d) La distancia desde Buenos Aires y el acceso difícil de Copo exigió en general campañas largas. El período en el cual se muestreó mensualmente implicó viajes de 10 días en promedio. Durante el trabajo en meses de la estación húmeda los viajes duraron entre 25 y 40 días. En reiteradas oportunidades, en los meses de verano, temporales de lluvia y viento prolongaron las campañas impidiendo muestrear. Las redes de niebla, en particular, son inútiles aún en caso de ligeras lloviznas.

e) Con excepción de los puestos que poseen represas, no hay agua disponible naturalmente. Esto obligó a trasladar agua en cantidades para poder trabajar en sitios más alejados, y a racionarla. El agua estancada en la represas era hervida para su consumo para disminuir el riesgo de contraer infecciones intestinales.

f) Los problemas climáticos y las dificultades para acceder a los sitios disminuyeron la eficiencia de los muestreos. Estimo

que he permanecido más de 300 días en Copo, pero los días de muestreo efectivo son muchos menos.

g) La falta de refugio, elevadas temperaturas, la escasez de agua, distancia a sitios con energía eléctrica, etc. han limitado el tipo de preguntas en la investigación, y restringido la experimentación a campo.

h) Las redes de niebla fueron operadas en horarios mucho más limitados que en otro tipo de sistemas, lo cual disminuyó el número de horas de red por día de campo. En primavera-verano, las aves capturadas después del mediodía morían por calor (he registrado temperaturas de 45°C a la sombra). La temperatura no descendía sensiblemente sino hasta la noche, de modo que no se reabrieron las redes de niebla por la tarde.

A pesar de las dificultades para estudiar sistemas como Copo u otros sitios bien conservados, aislados o inclementes, considero que el sitio o el objeto de estudio es tan relevante a la investigación como la originalidad de las preguntas que hace el investigador. De algún modo nosotros mismos estamos ayudando a conservar nuestros sitios de estudio, contribuyendo con conocimientos que pueden ser utilizados para manejar y conservar áreas protegidas o bajo uso. Desde otro punto de vista la presencia de investigadores en áreas de gran valor de conservación, de algún modo, puede valorizarlas ante los ciertos actores sociales (legisladores, gobernadores, etc.) que en definitiva serán quienes muy probablemente decidan sobre su futuro.

I.6. Esquema general de la tesis y planteo de hipótesis.

La gran diversidad de niveles y procesos de estudio en este mutualismo me ha llevado a concentrarme solo en algunos aspectos de la interacción, en particular, el objetivo de la tesis fue analizar la respuesta de las aves dispersoras a las variaciones estacionales y espaciales de la oferta de frutos nutritivos. La falta de información previa sobre las aves de estos bosque, su dieta, etc. ha motivado que parte de la tesis se ocupe de describir el sistema.

A continuación se sintetizan las preguntas e hipótesis que se analizan en cada capítulo.

Capítulo II:

Presentación del área de estudio.

Descripción general del sistemas de plantas con frutos carnosos y vertebrados dispersores en el bosque en estudio.

Comparación con otras localidades del Chaco desde el punto de vista de la presencia de aves frugívoras.

Capítulo III y IV:

Descripción del sistema de plantas con frutos nutritivos y las aves dispersoras, actividad estacional y dieta.

Hipótesis sobre las respuestas de las aves a la estacionalidad en la producción de frutos: La marcada estacionalidad en la producción de frutos no permitiría la alimentación continuada en base a frutos.

Aves frugívoras migrantes o nómades visitarían el bosque

coincidiendo con el pico de oferta de frutos, desplazándose a otros sitios en la estación seca. (Capítulo III).

Aves frugívoras residentes desplazarían la dieta hacia otros recursos en la época de escasez de frutos. (Capítulo IV).

Capítulo V.

Se describen los patrones de abundancia de frugívoros y consumo de frutos en un bosque primario y un bosque secundario. Se analiza la selección entre ofertas superpuestas por frugívoros con distintos modos de adquisición de frutos, según la siguiente hipótesis:

Hipótesis sobre la preferencia por recursos en manchones:

A similares limitaciones en el tipo de frutos a consumir aves percheadoras y gregarias se verán energéticamente más limitadas para utilizar ofertas de cosechas pequeñas o ralas, como resultado del incremento del costo de viaje entre frutos, y preferirán ofertas con grandes cosechas (ofertas en manchones). Voladoras y solitarias utilizarán tanto especies con cosechas ralas como abundantes, esto también es de esperar para aves frugívoras ocasionales.

Capítulo VI.

Hipótesis sobre la concentración de frutos y frugívoros en claros y ecotonos. La oferta de algunas especies podría concentrarse espacialmente en ciertos microhabitats, las aves frugívoras responderían con más visitas a esos sitios y mayor consumo de frutos. Una posible consecuencia para las plantas es que podría existir selección hacia la fructificación en claros y ecotonos.

TABLA I.1. Comparación entre la polinización y dispersión por animales desde el punto de vista de la planta que recibe el servicio.

	Polinización	Dispersión
Ventajas para la planta	Fecundación del huevo, a menudo con polen de otra planta	Alejarse de la planta madre (y patógenos asociados) y llegar a sitios apropiados para el establecimiento ^a
Blanco del servicio	Estigma de una flor de la misma especie	Sitio adecuado ^b para germinar y establecerse
Claves que señalan el blanco	Color, forma, aroma	Ninguna
Posibilidad de dirigir a la especie que realiza el servicio	Alta, porque también hay recompensa en el sitio de destino	Baja, se "paga por adelantado"
Ventajas de la especialización del animal	Alta, se dirige directamente al blanco	Baja, desventajas similares a la cercanía a la planta madre El sitio apropiado para las plántulas difiere a menudo del de las plantas adultas

^a (Janzen 1970), pueden existir ventajas secundarias, pero relevantes solo si el sitio apropiado es alcanzado: incrementar el flujo de genes de la población planta, incrementar la probabilidad o la velocidad de germinación.

^b Sitio seguro o adecuado: Micrositios que maximizan la germinación y el establecimiento (Harper et al. 1981).

TABLA I.2. Tipos de frugívoros según el modo de acceder a los frutos (Moermond y Denslow 1985).

ACCESO A LOS FRUTOS		
	VOLANDO	DESDE UNA PERCHA
Picos	cortos y anchos	angostos, largos y alto
Relación pico/ala	menor	mayor
Patás		musculosas, tarsos largos
Carga alar (gr/cm ² ala)	baja	alta
Familias	Tyrannidos Cotingidos Trogonidos	Cracidos Turdidos Tucanes Picidos Thraupidos Embericidos
Número de frutos tomados en cada aproximación	uno	varios
Selectividad del frugívoro	mayor	menor
Amplitud de la dieta	menor	mayor
Distancia de dispersión	mayor	menor

TABLA I.3. Tipos de frugívoros según el modo de manipular los frutos con el pico (Levey 1987), y sus consecuencias en la selección de los frutos y la dispersión de las semillas.

MANIPULACION DE LOS FRUTOS		
	TRAGAN	APLASTAN
Tiempo de manipuleo	menor	mayor
Tasa de ingestión	mayor	menor
Relación tamaño del fruto/tamaño de comisura	menor	mayor
Tratamiento de semilla	grandes regurgitadas chicas defecadas	escupidas
Familias	Tyrannidos Turdidos Cotingidos Pipridos Trogónidos Tucanes	Thraupidos Embericidos
Distancia de dispersión	menor para sem. grandes mayor para sem. chicas	corta

TABLA I.4. Procesos y variables de estudio a distintos niveles en la interacción frutos-dispersores.

PROCESOS	OFERTA	REMOCION	GERMINACION e INSTALACION
Actores	Plantas	Dispersores	Semillas
NIVELES			
INDIVIDUAL	Cosecha: tamaño y disposición.	Morfología. Fisiología.	Probabilidad de germinación.
	Frutos: tamaño, morfología, relación pulpa/semilla, agua%, y nutrientes.	Selección de frutos. Tratamiento en pico y tubo digestivo.	Velocidad de germinación. Nicho de regeneración.
	Ubicación en el habitat.	Selección de habitat. Patrones de deposición. Riesgo de predación.	Patógenos y depredadores. Dispersión secundaria.
	Abundancia de la oferta. Disposición espacial.	Abundancia. Actividad estacional y migraciones.	Composición de las deyecciones. Competencia
POBLACIONAL	Asociación a habitats. Fenología. Variaciones entre años. Competencia intraespecífica por los dispersores.	Alimentación grupal. Competencia intraespecífica. Selección de habitat. Tracking.	intraespecífica. Depredación densodependiente. Nicho de regeneración poblacional.

TABLA I.4. Continuación.

PROCESOS	OFERTA	REMOCION	GERMINACION e INSTALACION
Actores	Plantas	Dispersores	Semillas
NIVELES			
	"Ambiente de fructificación": asociaciones, oferta vecina. Fenología, ofertas superpuestas, desplazamientos fenológicos. Competencia interespecífica por dispersores.	Movimiento entre ofertas: "tracking". Abundancia relativa. Competencia. interespecífica por los frutos.	Composición de las deyecciones. Competencia interespecífica. Depredación.
COMUNITARIO			

EFECTO DE LA ESPECIE 1 SOBRE LA 2

-	-	-	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+
depredación		comensalismo		mutualismo		comensalismo		depredación						
+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0	-	-	-	

EFECTO DE LA ESPECIE 2 SOBRE LA

FIGURA I. 1. Resultados condicionales en las interacciones.

CAPITULO II:

INTRODUCCION AL SISTEMA EN ESTUDIO

- II.1. La Reserva Natural Provincial de Copo, Provincia de Santiago del Estero.
- II.2. Las plantas con frutos carnosos y sus dispersores.
- II.3. Las aves frugívoras en otros bosques chaqueños.

RESUMEN:

- 1) La Reserva de Copo (Pcia. de Santiago del Estero) protege bosques secos de quebracho blanco (Aspidosperma quebracho-blanco), quebracho colorado santiagueño (Schinopsis quebrachocolorado) y mistol (Zyziphus mistol), y pastizales naturales.
- 2) Las leñosas con síndrome de dispersión por aves constituyeron el 32% del área basal. Al menos 19 especies presentaron síndromes de dispersión por vertebrados.
- 3) Dentro de las aves dispersoras de semillas, la charata (Ortalis canicollis) y el zorzal blanco (Turdus amaurochalinus) son comunes en varias localidades con bosques chaqueños secos. Varias especies de la familia Thraupidae parecieron asociarse a bosques abiertos o ecotonos con pastizal.

II.1. La Reserva Natural Provincial de Copo, Provincia de Santiago del Estero.

La Reserva de Copo (actualmente Parque Provincial) está ubicada en el extremo noreste de Santiago del Estero limitando con la Provincia de Chaco (25°55'S, 62°05'O, 114,000 ha, 160 m.s.n.m.) (Fig. II.1). Ocupa una planicie cubierta por bosques secos, sin cuerpos de agua permanentes. Al norte y al este existen extensos bosques maduros, conocidos en conjunto como "El Impenetrable". La Reserva fue creada en el año 1978 mediante un decreto del poder ejecutivo provincial y en 1993 fue declarada Parque Natural Provincial, sin embargo continuaré refiriéndome a ella como Reserva, situación en que se encontró durante el desarrollo de la tesis. No posee guardaparque y se encuentra protegida solo por su relativa inaccesibilidad. Es destacable su buen estado de conservación y el hecho de que colinda con grandes extensiones de bosques similares. Protege fauna de alto valor de conservación como el tigre (Panthera onca, cráneo), el tatú carreta (Priodontes maximus, cueva), el oso bandera (Myrmecophaga tridactyla, avistaje), las tres especies de pecaríes (Catagonus wagneri cráneo, Tayassu tajacu cuero, Tayassu pecari avistaje), el suri (Rhea americana avistaje) y el águila coronada (Harpyhaliaetus coronatus avistaje). Por la presencia de esta última especie es considerada una de las áreas claves para aves en el Neotrópico (Wege y Long 1995).

El clima de la región es marcadamente estacional, el 80% de los 650 mm de precipitaciones anuales se concentran de octubre a marzo (primavera-verano, estación húmeda). Campo Gallo es la

estación meteorológica más cercana con registros antiguos. En ella se estimaron: temperatura media anual 21.9°C y la máxima absoluta de verano 45°C (Servicio Meteorológico Nacional, período 1951-1980). Las temperaturas mínima media y máxima media de enero (verano) y julio (invierno) fueron 20.2°C-35.3°C y 7.1°C-23.0°C respectivamente. Otra localidad cercana, Pampa de los Guanacos (50 km al sur de la Reserva) posee registros más recientes, en la Fig. II.2 se observa la alta variabilidad de las precipitaciones en los meses de la estación húmeda.

La vegetación dominante es un bosque de quebracho blanco (Aspidosperma quebracho-blanco), quebracho colorado santiagueño (Schinopsis quebracho-colorado) y mistol (Zyziphus mistol), interrumpido por pastizales asociados a paleocauces, Fig. II.3). Estos árboles forman un estrato laxo de aproximadamente 20 m de altura con un área basal de troncos de 11.6 m²/ha (Protomastro y Pelotto, en prep.). El estrato arbustivo es denso (4 m de altura en promedio) y contiene pequeños árboles de 6 a 12 m de alto. El área basal de arbustos y pequeños árboles es de 10.3 m²/ha. Los arbustos dominantes son sachá poroto (Capparis retusa), garabato (Acacia praecox), tala (Celtis pallida), tala blanca (Achatocarpus praecox) y molle (Schinus polygamus). Con la excepción del garabato todos los arbustos dominantes tienen frutos carnosos dispersados por aves. El tercio sur de la Reserva sufrió extracción selectiva en la década del 50. Actualmente el área basal de troncos y ramas de los bosques secundarios no difiere de la de los bosques primarios, pero presenta mayores densidades de ramas finas y árboles jóvenes (Fig. II.4 y Fig. II.5, Protomastro y Pelotto, en prep.,

Protomastro, Caziani y Mermoz ,en prep.). En cuanto a la composición florística, los bosques secundarios son más ricos en algunos de los arbustos dispersados por aves (A. praecox, y C. pallida). La vegetación de los ecotonos entre bosques primarios y pastizales, se asemeja, en estructura y composición, a los bosques secundarios (Lopez de Casenave, Pelotto y Protomastro 1995).

De acuerdo a encuestas informales a viejos habitantes de la zona, no se conocen otros disturbios antrópicos masivos además del obraje de hace cuatro décadas. Durante el desarrollo de esta tesis (1989) una compañía petrolera trazó una picadas de prospección, de este a oeste a la altura de los bosques primarios de la Reserva. Tres familias habitan el lugar desde los tiempos del obraje en la zona sur y poseen en total unas 200 vacas. Otra familia está ubicada en el ángulo noroeste con 400 vacas. La modificación que provocan es mayor en los alrededores de los puestos, donde poseen represas, corrales y una zona de chacra. Su permanencia garantiza de algún modo la protección del sitio porque temen a los cuatreros, ya sean "profesionales" u oportunistas (cazadores de paso), y en general desconfían de los intrusos. Sin embargo suelen quemar pastizales para acelerar el rebrote, y matan los depredadores que amenazan sus animales (jaguar, puma, yaguaroundi, rapaces). También practican caza de subsistencia. Recolectan leña caída y no cortan árboles, probablemente porque es la actividad más evidente a las inspecciones de la Dirección de Bosques de Sgo. del Estero.

II.2. Las plantas con frutos carnosos y sus dispersores.

Del total de especies de árboles y arbustos de la Reserva, 23 aparecieron en censos realizados desde 1986 a 1989 (Protomastro 1988, Casenave et al. 1995, Pelotto y Protomastro en prep., Protomastro, Caziani y Mermoz en rev.). Si se tienen en cuenta también algunas herbáceas abundantes, 19 especies de plantas presentaron frutos carnosos potencialmente dispersables por alguno de los vertebrados nativos (Tabla II.1). Los frutos de las Capparidaceas se destacaron por presentar síndromes que sugieren dispersión por vertebrados terrestres, exponiendo la parte carnosa de sus frutos en el suelo. Los frutos enteros de mistol (Zyziphus mistol), abriboca colorado (Castela coccinea), algarrobo negro (Prosopis nigra) y algarrobo blanco (Prosopis alba), se encuentran también en el suelo. Semillas de algunas especies aparecieron intactas en contenidos estomacales de iguanas (mistol, algarrobo negro y capparidáceas) y mataco bola (mistol y tala C. pallida) (Bolkovic, Protomastro y Caziani 1989, Bolkovic, Caziani y Protomastro 1995). Otros posibles dispersores de semillas serían corzuelas, zorros, pecaríes (Taber et al. 1993, Varela y Brown 1995), tortugas y lagartijas.

Las leñosas con síndromes de dispersión por aves constituyeron el 32% del área basal total (Fig. II.5) y todas fueron arbustos con excepción del mistol. Dos herbáceas produjeron frutos abundantes: la sangre de toro (Rivina humilis) y el ají del monte (Capsicum chacoense). Esto determina que la oferta de frutos y las aves frugívoras se concentren en el sotobosque. En los contenidos estomacales y deyecciones de aves

frugívoras se observaron 9 de estas especies: las más usadas fueron el mistol, la tala blanca (Achatocarpus praecox), el molle (Schinus polygamus), el tala, el coro (Jodina rhombifolia), y la sangre de toro (Capsicum chacoense), apareciendo también el ají del monte (C. chacoense), el atamiqui (Capparis atamisquea), y el abriboca negro (Maytenus spinosa).

II.3. Las aves frugívoras en otros bosques chaqueños.

En la región neotropical las interacciones mutualistas entre plantas y animales han sido estudiadas en selvas y bosques húmedos más que en bosques secos. En particular, para los bosques chaqueños secos pocos trabajos tratan sobre este tipo de relaciones (interacciones en general Protomastro 1988, hormigas nectívoras Farji Brener, Folgarait y Protomastro 1992; Folgarait, Farji Brener y Protomastro 1993, animales dispersores-frutos, Caziani y Protomastro 1994; Bolkovic, Caziani y Protomastro 1995, esta tesis). Los trabajos de esta tesis constituyen el primer aporte sobre la ecología de las aves dispersoras para el Chaco.

Existen varios estudios sobre los ensambles de aves en bosques chaqueños (Short 1976, Capurro y Bucher 1988, Neris y Colman 1991, Kratter et al. 1993, Caziani en rev., Caziani, Protomastro, Casenave y Mermoz, en prep., Nores com.pers.). Estandarizando la información de estas descripciones, es posible analizar patrones de similitud entre avifaunas y en particular, la constancia regional de las especies de aves frugívoras. El objetivo de este análisis fue evaluar la generalidad de lo

observado en la Reserva de Copo, en base a la comparación con otras localidades chaqueñas.

METODOS

Se comparó el grado de similitud de la avifauna de seis localidades chaqueñas, con la metodología que se detalla a continuación. Luego, considerando las localidades homogéneas, se analizó la presencia y abundancia de aves frugívoras. Se utilizó información sobre cuatro localidades sintetizada por Kratter y colaboradores (1993), que incluyen su propia lista de aves y la de Tramer (datos inéditos), y las publicadas por Short (1976), y Capurro y Bucher (1988). Se agregaron las listas de Neris y Colman (1991) y Caziani, Protomastro, Casenave y Mermoz (en prep.). Se excluyeron del análisis las especies de aves acuáticas, porque la presencia de estos ambientes fue muy variable. No fue posible discriminar las aves por ambientes (bosques primarios, pastizales, áreas disturbadas, etc.) porque en varios casos no se proveía esta información. Se construyó una matriz de presencia-ausencia (solo cuatro de los seis inventarios daban información sobre abundancia). La similitud entre listas se midió mediante el índice 5 de Sokal y Sneath que toma valores entre 0 y 1 y da peso a las ausencias conjuntas (Lombardo 1995). Luego se aplicó un análisis de "clusters" considerando OTUs a las listas y variables a las especies, y utilizando como método de aglomeración el ligamiento promedio (UPGMA) (Pielou 1984). Los análisis se realizaron con el programa NTSYS1.7.

RESULTADOS

Los inventarios se reproducen en el Apéndice I. La ubicación geográfica de los seis sitios se representa junto a un mapa de isohietas en la Figura II.7. Las características generales de las localidades se indican en la Tabla II.2.. Aspectos generales de los ensambles de aves de cada sitio se resumen en la Tabla II.3. El análisis de "clusters" mostró gran similitud entre la avifauna de las localidades de Argentina (Salta y Santiago del Estero), siendo las localidades más disímiles Lichteneau (Paraguay) y Abapó-Izozog (Bolivia) (Fig. II.8). Lichteneau tuvo la mayor cantidad de especies exclusivas las cuales fueron en gran parte especies selváticas y/o asociadas a ambientes acuáticos. En Abapó-Izozog casi todas las especies exclusivas fueron características de selvas de Yungas. Los cuatro inventarios más similares corresponderían a bosques chaqueños secos. Si se analizan las aves frugívoras (Tabla II.4), la charata y el zorzal blanco se encontraron presentes en todas las localidades de Chaco seco. La charata fue citada como común o abundante en todos los sitios, y estuvo también presente en las localidades más disímiles. El zorzal fue considerado común en los sitios de Argentina, escaso en los otros de Chaco seco, pero presente también en Lichteneau. El fío pico corto fue común en Argentina también. El resto de las especies que se encontraron en cuatro o tres localidades fueron abundantes a lo sumo en una de estas localidades. Se destacan especies de thraupidos: el fueguero (Piranga flava), el celestino (Thraupis sayaca) y el naranjero (Thraupis bonariensis) presentes en cinco o seis localidades pero característicos mas bien de ecotonos con

pastizal o parques.

DISCUSION

El resultado del agrupamiento es consistente con el contexto fitogeográfico. De este modo, las localidades más homogéneas se encontrarían ambientes secos. Lichteneau correpondería a un area de Chaco Húmedo, mientras que Abapó-Izozog está localizada en una zona muy cercana a selva de Yungas y/o Chaco serrano.

Considerando las aves frugívoras presentes en las áreas de Chaco seco, resalta la importancia de charatas, zorzales y fíos, y en áreas ecotonales, de varias especies de Thraupidos. En alguno sitios zorzales o fíos no estuvieron presentes. Es posible que al tratarse de poblaciones nómades y migrantes respectivamente, su presencia en cada localidad dependa de sus movimientos locales o de los sitios de paso de sus rutas migratorias. También habría que considerar que los fíos (Gro. Elaenia) son difíciles de determinar, de este modo pueden aparecer subrepresentadas en los inventarios.

A pesar de que las listas de aves pueden no ser completas, y que los métodos y esfuerzos de muestreo variaron, considero válido este análisis general. La congruencia entre la similitud entre inventarios con las características fitogeográficas a escala gruesa es un patrón general remarcable. Las especies exclusivas de las localidades más dispares son típicas de la regiones en contacto (por ej. Yungas). Resalta la importancia de la charata como ave frugívora presente en todo tipo de

ambiente chaqueño. Al mismo tiempo zorzales estuvieron presentes en casi todas las localidades. Los thraupidos aparecen como frugívoros de alta constancia regional, pero probablemente asociados a ecotonos con bosque, puestos, y otros ambientes abiertos.

Como se mencionó en el Capítulo I se utiliza el término frugívoro en sentido estricto. De este modo las especies mencionadas serían las responsables de la dispersión de un gran número de semillas en los bosques chaqueños, y de los resultados expuestos se desprenden algunas observaciones de interés:

a) La dispersión podría estar en mano (en los picos...) de unas pocas especies. Estas movilizarían gran número de semillas. Sin embargo ¿es posible que especies raras, u ocasionalmente frugívoras tengan un papel importante en la diseminación de algunas poblaciones planta?.

b) Por ejemplo, los thraupidos, aparecen como muy constantes pero asociados en general a ambientes de pastizal o parque, y son, dentro de las especies mencionadas en las lista, los únicos que manipulan los frutos aplastándolos o masticándolos (Tabla I.3). Los masticadores utilizan frutos de mayor tamaño que el esperado por sus comisuras y suelen depositar las semillas a distancias cortas desde la planta madre. ¿Esto tendría algún efecto sobre la ecología de la dispersión en los ecotonos?.

c) Aves como la charata, de gran tamaño corporal, sería una gran movilizadora de semillas. Se alimenta percheando, lo cual hace suponer una mayor probabilidad de depositar las semillas cerca de la planta madre, y dado su tamaño, en grandes cantidades. ¿En que medida representa es dispersor eficaz?. ¿Es posible que

para plantas asociadas a sitios específicos esto represente una ventaja? En el otro extremo, los fíos, comedores en vuelo y en cierto períodos del año abundantes, podrían movilizar menos semillas pero con mayor eficacia.

d) No se dispone de información sobre la fenología de fructificación en las localidades citadas, y además, muy probablemente las especies con frutos carnosos varíen en abundancia. ¿De que modo responden las aves frugívoras a los cambios de la oferta entre regiones? ¿Diferencias en sus abundancias relativas podrán estar asociadas a los tipos de frutos disponibles? ¿y sus movimientos estacionales?.

TABLA II.1. Las plantas leñosas y sus síndromes de dispersión: hábito, tipo de fruto (observaciones propias, Arenas 1981, Boelcke 1981, Killen et al. 1993), y agente dispersor (este trabajo, observaciones de campo, Protomastro 1988, Bolkovic, Caziani & Protomastro, 1995). ?: indica dispersor no confirmado a campo, pero probable por síndrome. Charata: Ortalis canicollis, corzuela: Mazama gouazoubira, mataco bola: Tolypeutes matacus, iguana: Tupinambis rufescens, pecaríes: Tayassu pecari, Tayassu tajacu, Tayassu wagneri.

Se agregan algunas hierbas con dispersión endozoica confirmada.

Especie	Tipo de fruto	Agente dispersor
ARBOLES		
<u>Aspidosperma</u>	Cápsula dehiscente	viento
<u>quebracho-blanco</u>	con numerosas semillas aladas	
<u>Cercidium australe</u>	vaina bivalva	gravitación
<u>Jodina rhombifolia</u>	cápsula dehiscente roja	charata
	una semilla con arilo blanco	otras aves?
<u>Prosopis elata</u>	Vaina carnosa	iguana
<u>Prosopis nigra</u>	Vaina carnosa	iguana
		mamíferos? charata?
<u>Schinopsis</u>	Sámara roja	viento
<u>quebracho-colorado</u>		dispersión secundaria por hormigas?
<u>Zyziphus mistol</u>	Drupa rojo obscuro	charata
	uniseminada	iguana, mataco bola chanchos?, corzuela?
<u>Ximenia americana</u>	Drupa amarilla	aves?

TABLA II.1. Continuación.

Especie	Tipo de fruto	Agente dispersor
CACTACEAS ARBORESCENTES		
<u>Opuntia quimilo</u>	Baya carnosa, roja con numerosas semillas	otros vertebrados? aves?
<u>Cereus validus</u>	Baya carnosa, roja con numerosas semillas negras en pulpa roja	otros vertebrados? aves?
ARBUSTOS Y CACTACEAS ARBUSTIVAS		
<u>Acacia furcatispina</u>	Vaina bivalva	gravitación
<u>Acacia praecox</u>	Vaina bivalva	gravitación
<u>Achatocarpus praecox</u>	Drupa traslúcida uniseminada	aves
<u>Bougainvillea praecox</u>	Aquenio	gravitación
<u>Capparis atamisquea</u>	Cápsula dehiscente con 1-3 semillas con arilo rojo	aves
<u>Capparis retusa</u>	Cápsula silicuiforme con interior rojo que expone 4 a 10 semillas con arilo blanco	aves?
<u>Capparis salicifolia</u>	Baya dehiscente, al madurar cae al suelo exponiendo una masa blanquecina de pulpa y semillas	iguana pecaríes?
<u>Capparis speciosa</u>	Baya péndula de pedicelo largo al madurar cae al suelo exponiendo masa amarilla de pulpa con semillas	iguana zorros? pecaríes?

TABLA II.1. Continuación.

Espece	Tipo de fruto	Agente dispersor
<u>Capparis tweediana</u>	Baya globosa amarilla con varias semillas	iguana chanchos?
<u>Castela coccinea</u>	Drupa ovoide rojiza	corzuela zorros, chanchos?
<u>Celtis pallida</u>	Fruto drupáceo naranja una semilla	aves mataco bola y zorros
<u>Cleistocactus baumannii</u>	Baya carnosa, globosa roja, con numerosas semillas negras en pulpa blanca	otros vertebrados? aves?
<u>Maytenus spinosa</u>	Cápsula dehiscente con dos semillas con arilo blanco	aves
<u>Mimosa detinens</u>	Lomento	gravitación
<u>Schinus polygamus</u>	Drupa violeta uniseminada	aves
HERBACEAS		
<u>Rivina humilis</u>	Baya roja con 1-3 semillas lenticulares negras	aves
<u>Capsicum chacoense</u>	Baya roja o naranja con varias semillas aplanadas	aves

TABLA II.2. Características de los sitios de bosque chaqueño analizados.

AI: Abapó-Izozog, EP: Estancia Perforación, CN: Colonia Neuland, LI: Lichteneau, SA: Establecimiento Campos del Norte, Salta, CO: Reserva de Copo.

Características	AI	EP	CN	LI	SA	CO
País	Bolivia	Bolivia	Paraguay	Paraguay	Argentina	Argentina
Dept./Pcia.	Santa Cruz	Santa Cruz	Boquerón	Presidente Hayes	Salta	Santiago del Estero
Latitud	19°05'S	19°45'S	22°35'S	22°49'S	25°05'S	25°55'S
Longitud	63°05'O	62°00'O	60°30'O	59°39'O	64°10'O	62°05'O
Fuente	Remsen no publ. ^a	Kratter et al.1993	Neris y Colman 1991	Short 1976	Capurro y Bucher 1988	Caziani et al. enprep.
Superficie			15000 ha		80000 ha	114000 ha
Status del area		privada 1 estancia	privada 4 estancias		privada	Reserva Provincial
Arboles dominantes		quebracho blanco palo borracho algarrobo	quebracho blanco quebracho colorado mistol		quebracho colorado quebracho blanco brea	quebracho colorado quebracho blanco mistol
LLuvias(mm)	800-1000? ^b	600-800? ^b	800	800-1000? ^b	539	700
Disturbios	-	pastoreo intenso	cultivos sorgo, maiz y tártago		tala selectiva y pastoreo controlado	pastoreo leve

^a Remsen datos sin publicar reportados en Kratter et al. 1993.

^b Estimado a partir del mapa de isohietas Fig. II.7.

TABLA II.3. Ensamblés de aves en localidades de bosque chaqueño: riqueza, especies exclusivas, métodos de muestreo..

Características	AI	EP	CN	LI	SA	CO
Riqueza	73	109	91	160	136	137
Especies exclusivas	11%	8%	7%	17%	5%	4%
Características de las especies exclusivas	selváticas (Yungas)				selváticas y palustres	
Método de muestreo	redes y colecta	colecta	avistajes y colecta	colecta	transectas en faja avistajes	redes conteos en puntos avistajes

TABLA II.4. Rangos de abundancia (abundante>común>escaso>raro) y categoría de residencia para las aves frugívoras dispersoras de las cuatro localidades más homogéneas: Estancia Perforación (Bolivia), Colonia Neuland (Paraguay), Campos del Norte (Argentina) y Reserva de Copo (Argentina).

Localidades	EP	CN	SA	CO
FRUGIVOROS DISPERSORES				
<i>Cracidae</i>				
Charata ^{cd}	abundante	abundante	común	común
(<u>Ortalis canicollis</u>)	residente	residente	residente	residente
<i>Turdidae</i>				
Zorzal ^c	escaso	escaso	común	abundante
(<u>Turdus amaurochalinus</u>)			residente	visitante
<i>Tyrannidae</i>				
Fío pico corto			común	común
(<u>Elaenia parvirostris</u>)			visitante	visitante
Fío copete blanco	presente		escaso	escaso
(<u>Elaenia albiceps</u>)	visitante		visitante	visitante
OTROS PROBABLES DISPERSORES				
<i>Cotingidae</i>				
Anambé verdoso				raro
(<u>Pachyramphus viridis</u> ^c)				
Anambé negro				raro
(<u>Pachyramphus polychopterus</u> ^c)				

TABLA II.4. Continuación.

Localidades	EP	CN	SA	CO
<i>Trogonidae</i>				
Surucuá cola barrada (<i>Trogon curucui</i> ^{bc})				
<i>Thraupidae</i>				
Fueguero (<i>Piranga flava</i> ^{acd})	rara	escaso	común	escaso
Celestino (<i>Thraupis sayaca</i> ^{ac})		escaso	común	escaso
Naranjero (<i>Thraupis bonariensis</i> ^{ac})	rara		escaso	escaso
Tangará común (<i>Euphonia chlorotica</i> ^d)	rara			
Frutero negro (<i>Tachyphonus rufus</i> ^b)		escaso		
Fruterito cabeza negra (<i>Nemosia pileata</i> ^b)		escaso		
<i>Vireonidae</i>				
Chiví (<i>Vireo olivaceus</i>)	escaso			común

^a Especies de ecotonos entre bosque y pastizal, o parques.

^b Especies de selva, probablemente poco comunes u ocasionales en bosques chaqueños.

^c Presente en Lichteneau, también *Ramphasto toco* y *Tersina viridis*.

^d Presente en Abapó-Izozog

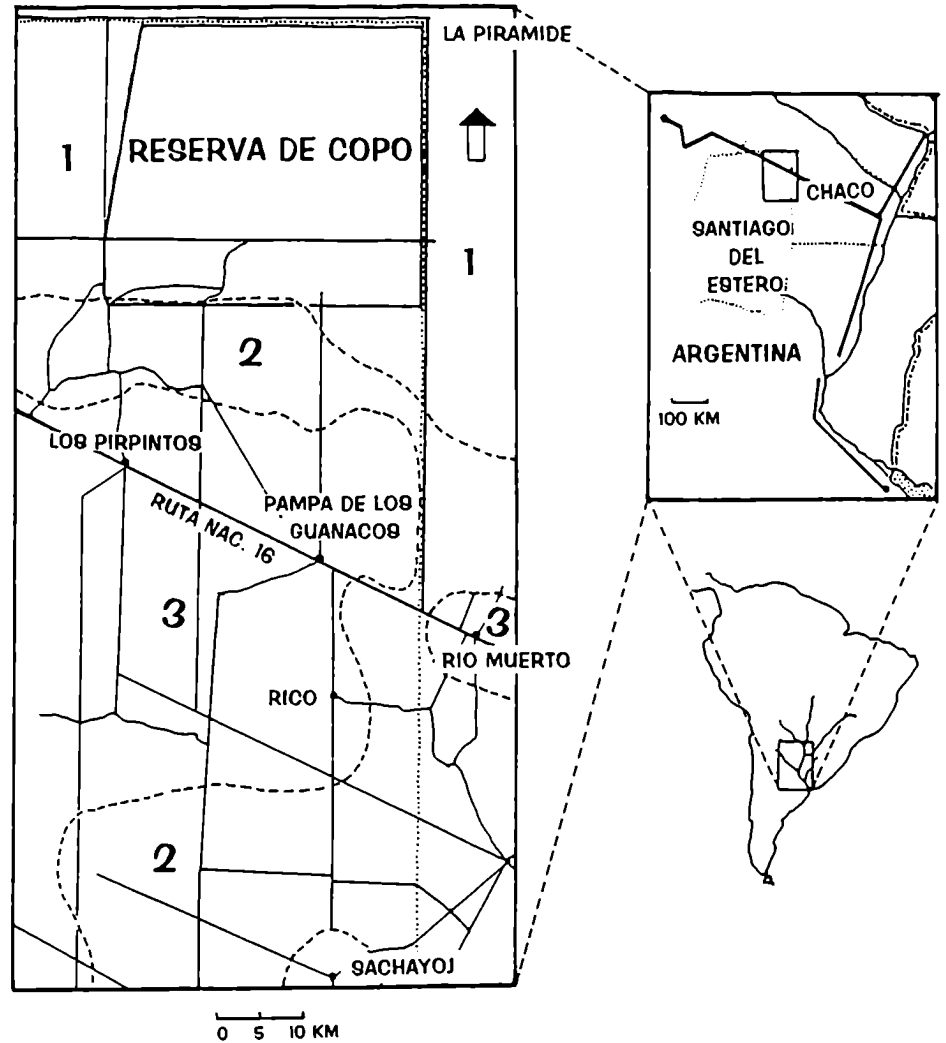


FIGURA II.1. Ubicación de la Reserva Natural de Copo y estado de los bosques aledaños, a partir de imágenes LANDSAT. 1: bosques maduros bien conservados con o sin ganadería extensiva. 2: áreas con disturbio intermedio, extracción de madera, algunos cultivos. 3: áreas con disturbio intenso, desmontes, cultivos, incendios, poblados. (Modificado de Porini, Protomastro y Caziani, en prep.).

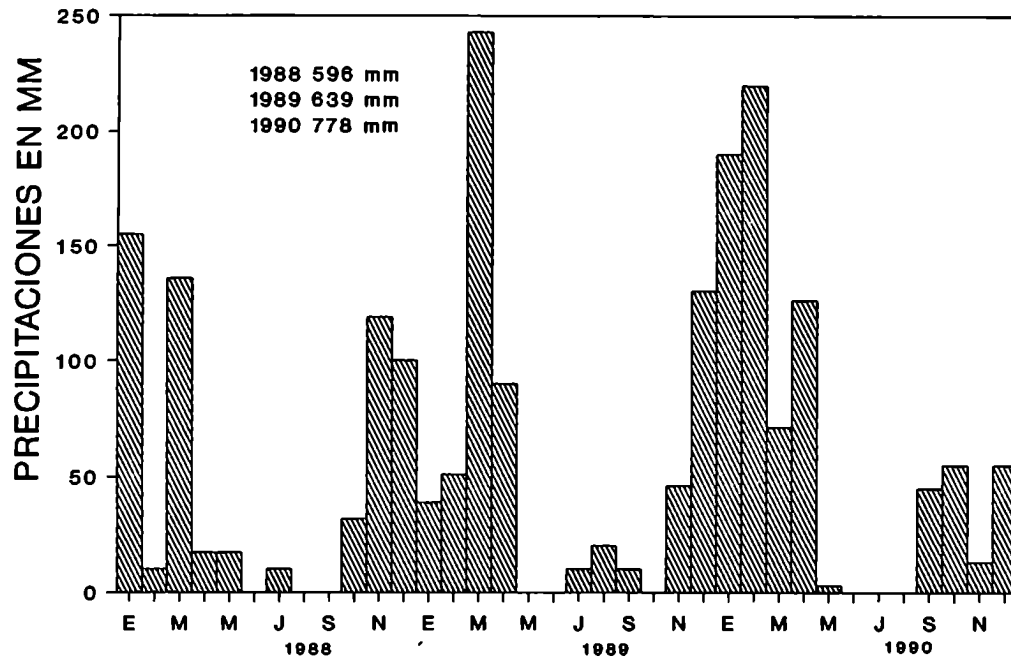


FIGURA II.2. Precipitaciones mensuales en Pampa de los Guanacos, 1988 a 1990.

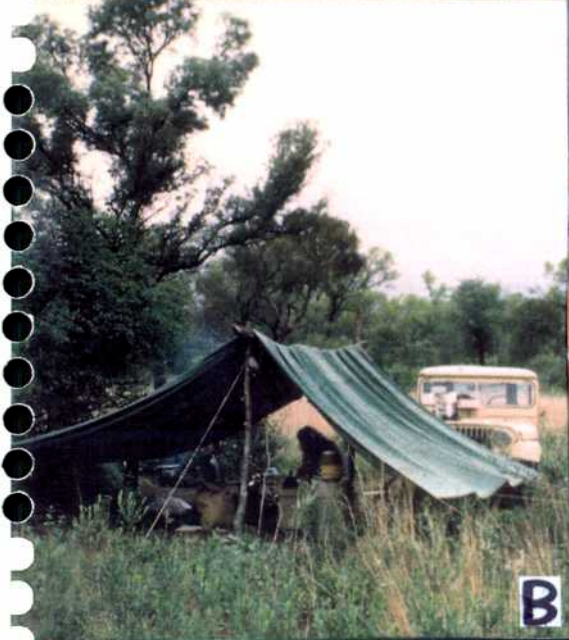
FIGURA II.3. (A). Aspecto general de los bosques primarios de la Reserva de Copo, en contacto con pastizales naturales.

(B) Campamento en bosque primario.

(C). Lavado de tubo digestivo realizado a un zorzal (Turdus amaurochalinus).

(D) Fío pico corto, Elaenia parvirostris.

(E) Detalle de rama con frutos de tala blanca, Achatocarpus praecox.



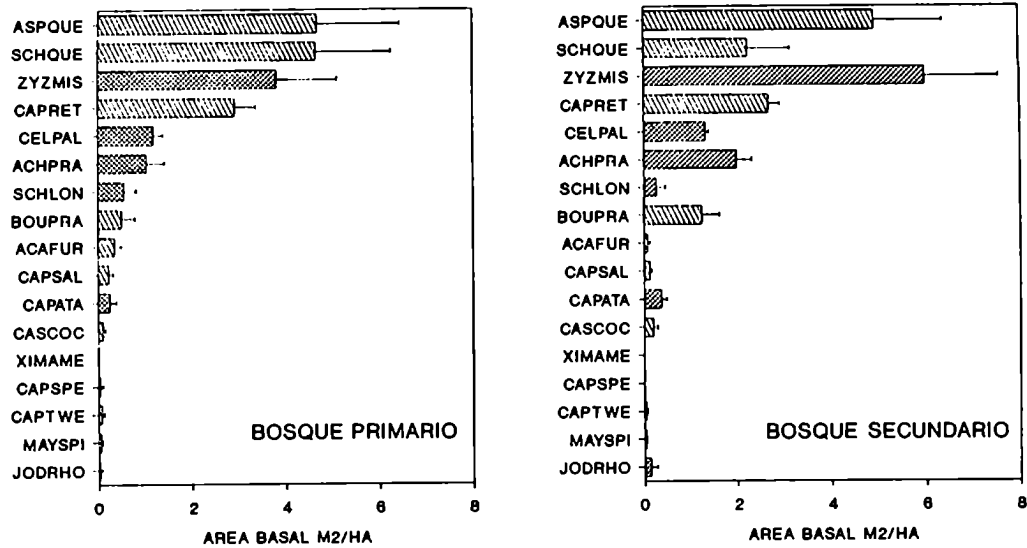


FIGURA II.4. Composición de la vegetación leñosa en bosques primarios y secundarios de la Reserva de Copo. Área basal de troncos y/o ramas por especie, media y errores estándar de 7 parcelas de 15x15m en BP (Bosque Primario) y 8 en BS (Bosque secundario). En cuadrículado: especies con síndromes de dispersión por aves. (Modificado de Protomastro 1988).

Especies que representaron más del 90% del área basal:

ZYZMIS: Zyziphus mistol, SCHQUE: Schinopsis quebracho-colorado, ASPQUE: Aspidosperma quebracho-blanco, CAPRET: Capparis retusa, CELPAL: Celtis pallida, ACHPRA: Achatocarpus praecox, SCHPOL: Schinus polygamus, BOUPRA: Bougainvillea praecox, ACAFUR: Acacia furcatispina, CAPSAL: Capparis salicifolia, CASCOC: Castella coccinea, CAPATA: Capparis atamisquea, XIMAME: Ximenia americana, CAPSPE: Capparis speciosa, CAPTWE: Capparis tweediana, MAYSPI: Maytenus spinosa, JODRHO: Jodina rhombifolia.

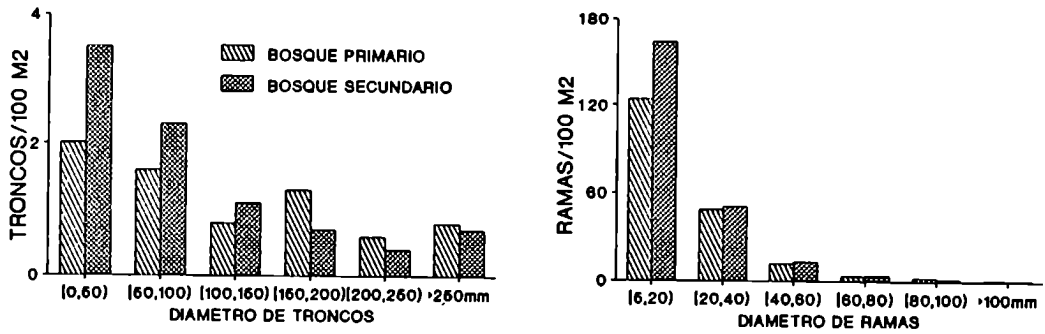


FIGURA II.6. Densidad de ramas y troncos en bosques primarios y secundarios de la Reserva de Copo. Frecuencias totales expresadas como densidad a partir de parcelas de 15 x 15 m, 14 en BP y 15 en BS (Modificado de Protomastro, Caziani y Mermoz en prep.).

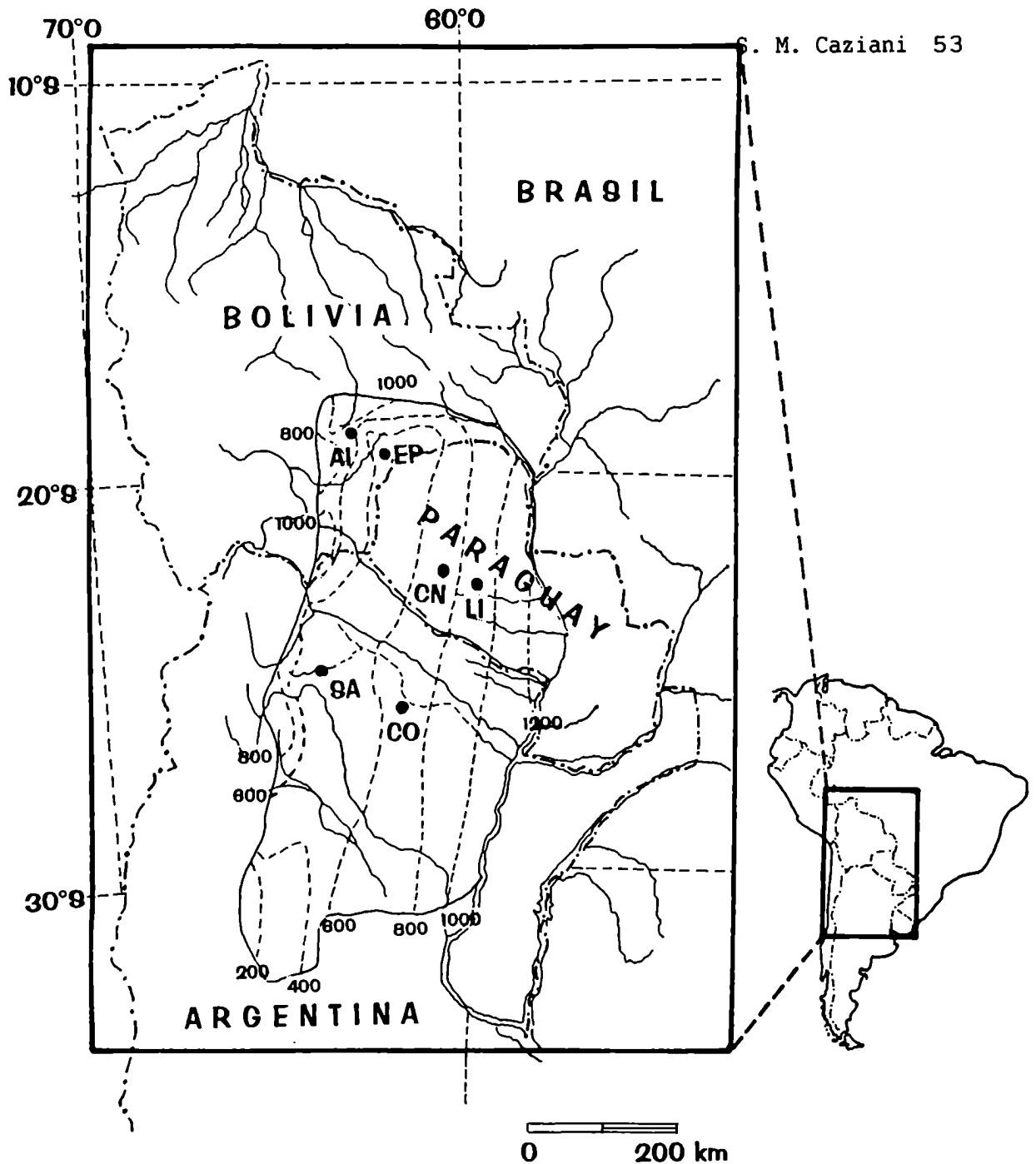


FIGURA II.7. Región Chaqueña con isohietas. Ubicación de seis localidades con inventario de avifauna. El mapa de isohietas se construyó utilizando información climática de Bianchi y Yañez (1994), Bianchi (mapa inédito), Ramella y Spichiger (1989), Rivera y otros (1994). Los límites de la Región Chaqueña siguen a Ramella y Spichiger (1989).

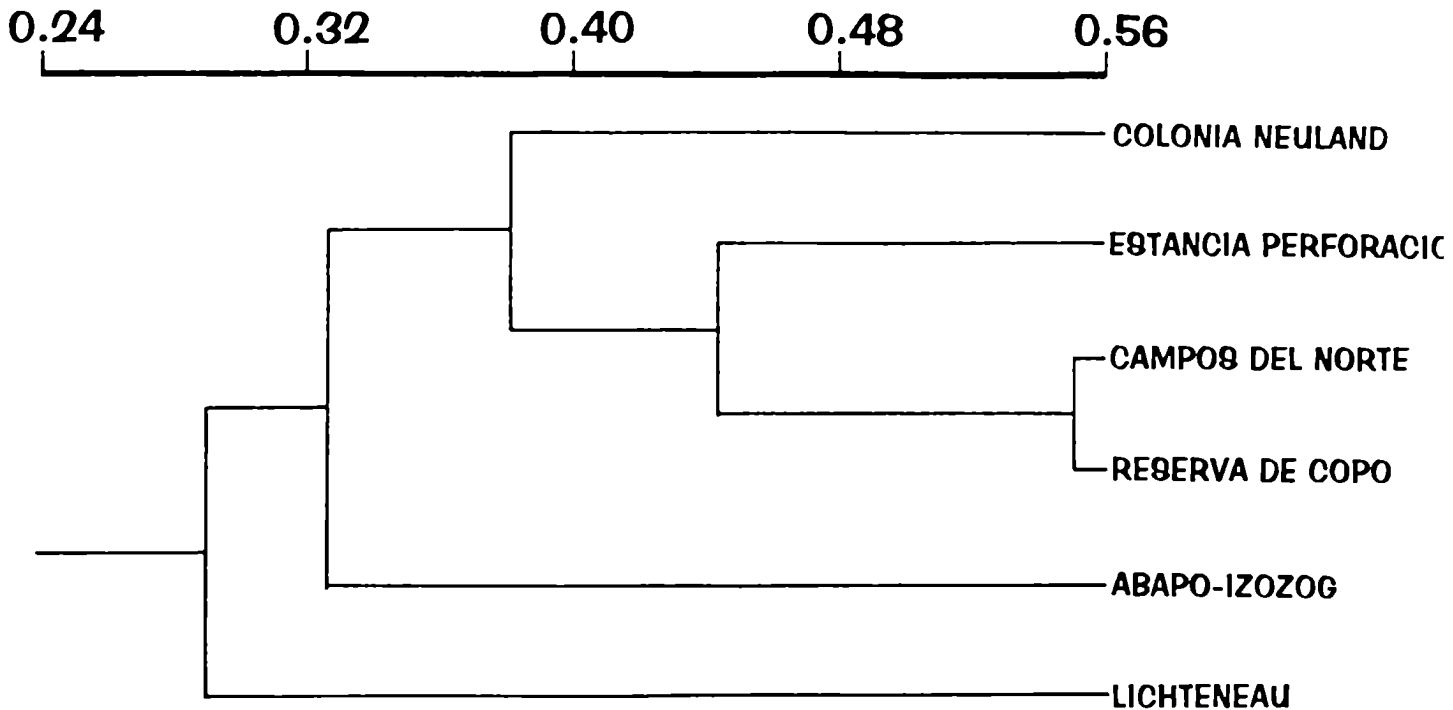


FIGURA II.8. Agrupamiento de localidades chaqueñas a partir de una matriz de presencia-ausencia de especies de aves (Kratte y otros 1993, Neris y Colman 1991, Protomastro y otros, en prep.). No se incluyeron aves acuáticas. Se utilizó el índice de similitud 5 de Sokal y Sneath que toma valores entre 0 y 1 y da peso a las ausencias conjuntas (Lombardo 1995), y ligamiento promedio como método de aglomeración.

CAPITULO III:

ACTIVIDAD ESTACIONAL DE LAS AVES

FRUGIVORAS, GRANIVORAS E INSECTIVORAS.

RESUMEN:

1) Se analizó 'la *Hipótesis sobre las respuestas de las aves a la estacionalidad en la producción de frutos*: La marcada estacionalidad en la producción de frutos no permitiría la alimentación continuada en base a frutos. Una de las posibles respuestas sería que aves frugívoras migrantes o nómades visitarían el bosque en el pico de oferta, desplazándose a otros sitios en la estación seca.

2) La tasa de captura de aves varió a lo largo del año, durante los meses de la estación húmeda fue significativamente más alta que para los de la estación seca.

3) Esta diferencia fue en gran parte explicada por la llegada de poblaciones migrantes y nómades (residentes de estación húmeda) y visitantes (no se reprodujeron en el área).

4) Las poblaciones migrantes y nómades más abundantes fueron dispersoras de semillas.

5) Las aves dispersoras pertenecieron solo a tres especies pero las insectívoras fueron muy numerosas, patrón que podría asociarse a la gran heterogeneidad del recurso insectos en comparación con la poca variedad de frutos carnosos.

Los cambios estacionales en los ensambles de aves han sido explicados frecuentemente por las variaciones en los recursos que estas utilizan. Numerosos estudios muestran que las aves migrantes, particularmente las frugívoras, aprovechan picos de recursos (Karr 1976, Thompson y Willson 1979, Stiles 1980, Jordano 1982, Stapanian 1982, Herrera 1982, 1984b, Skeate 1987, Levey 1988a, Blake and Loiselle 1990). Aún en sistemas tropicales se observa estacionalidad en la oferta de recursos y respuestas asociadas en la comunidad de aves (Karr 1976, Levey 1988a, Loiselle and Blake 1991, Poulin et al. 1992). Aves de comunidades con vegetación estructuralmente simple presentan fluctuaciones estacionales más intensas que las de comunidades complejas (Karr 1976, 1990). Esto está posiblemente relacionado con la disponibilidad menos constante de los recursos. En habitats estructuralmente simples y con marcada estacionalidad podría esperarse importantes fluctuaciones en la disponibilidad de recursos claves para las aves (Karr 1976, Maurer 1985, Poulin et al. 1993). Algunas poblaciones de aves responderían a estas fluctuaciones con migraciones, desplazamientos entre habitats o desplazamientos altitudinales (Martin 1985, Martin y Karr 1986a y b, Levey 1988a, Blake and Loiselle 1991, Poulin et al. 1992, 1993). Otras podrían responder modificando su dieta hacia los recursos disponibles durante invierno-otoño.

El bosque chaqueño seco es un bosque espinoso semidecídulo con intensa estacionalidad hídrica y térmica, donde el invierno es la estación seca. Su estructura vertical es simple con estrato arbóreo laxo (20 m de altura), denso estrato arbustivo (4 m de altura) y baja cobertura de herbáceas. Los frutos

carnosos son más abundantes en la estación húmeda (Protomastro 1988). También siguen este patrón las hormigas cortadoras (Acromyrmex striatus, A. hispidus) y otros insectos defoliadores (Protomastro 1988, Farji Brener y Protomastro 1992). La marcada estacionalidad impondría restricciones a las aves, no solo por la sequía invernal sino también por la disminución de recursos alimenticios claves como insectos y frutos. En particular, para las aves frugívoras sería de esperar que durante la época de escasez de frutos (estación seca) se desplacen a otros sitios en busca de recursos similares o cambien su dieta (Fig. III.1). Este capítulo analiza la variación temporal de las aves del sotobosque en relación a la disponibilidad de frutos carnosos. En el capítulo IV se estudia la variación estacional de la dieta.

AREA DE ESTUDIO

Esta parte del trabajo se realizó en un bosque secundario en buen estado de conservación de la Reserva, descrito en el Capítulo II.

METODOS

Desde mayo de 1986 hasta abril de 1987 se realizaron muestreos mensuales de aves (12 en total). Cada muestreo consistió en 5 a 8 días de capturas de aves con redes de niebla, 66 días en total con 2930 hs de red. Las redes (14 m de longitud, 4 bandas) fueron colocadas en dos sendas paralelas distantes 125 m. Estas picadas medían aproximadamente 2m x 70m y fueron

expresamente abiertas para el muestreo sin cortar árboles o arbustos grandes. En los primeros cinco muestreos se utilizaron 6 redes (2 m de alto por 15 metros de longitud, 3 de malla de 30 mm y 3 de 36 mm). Los restantes se realizaron con 3 redes de 30 mm de malla y 7 de 36 mm. El tamaño de la malla afecta la probabilidad de captura de las distintas especies de acuerdo a su tamaño corporal (ver Apéndice II, Heimerdinger y Leberman 1966). Las aves capturadas fueron determinadas, pesadas, medidas y anilladas. Se obtuvo mediante lavado su contenido estomacal (según Moody 1970 modificado, Apéndice II) y se colectaron las deyecciones frescas al pie de la red y en las bolsas. La determinación se realizó utilizando la guía de campo de Olrog (1984). Los individuos dudosos se taxidermizaron y se consultó la colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia y a ornitólogos. Las redes se abrieron un poco antes de la salida del sol. En invierno se cerraron a la tarde pero en verano cerca del mediodía para evitar la muerte por calor de las aves capturadas. Pruebas durante los primeros días de redes en el verano indicaron que la tasa de captura después del mediodía era casi cero, debido a las altas temperaturas. Los resultados se expresan como capturas por 100 horas de redes de niebla (tasa de captura). Se incluyó en la tasa de captura tanto a los individuos capturados por primera vez como a las recapturas. La metodología en el resto de la tesis es idéntica a la del presente capítulo, tanto en la aplicación y análisis del método de captura, como para los muestreos de dieta. En el apéndice II se discuten alcances y aportes de los métodos empleados.

La tasa de captura entre meses se comparó utilizando análisis de la varianza de un factor, utilizando la tasas de capturas diarias como repeticiones. La aplicación de la transformación logarítmica mejoró el ajuste a los supuestos del ANOVA. Se utilizaron contrastes "a priori" para comparar las tasas de captura entre los meses de la estación seca y los de la estación húmeda (Sokal y Rohlf 1979). Al mismo tiempo, para analizar la asociación entre especies y meses se utilizó un análisis de correspondencia (DECORANA, PC-ORD, quitando peso a las especies raras) a partir de la tabla bruta de frecuencia de capturas (Tabla III.1). La clasificación de las especies como residentes permanentes o residentes estivales (la cual incluyó a las especies nómades) se basó en los patrones de captura y/o datos bibliográficos (Olrog 1963, Short 1975, Capurro and Bucher 1986, 1988, Lanyon 1978, Narosky e Izurieta 1987, Nores et al. 1991). La categoría trófica se definió mediante lavados y contenidos estomacales, 145 en total. Se utilizaron categorías tróficas amplias definidas por el hábito más frecuente de cada especie: a) frugívoros: consumen frutos y defecan o regurgitan las semillas intactas, b) granívoros: consumen semillas destruyéndolas o perjudican los frutos (depredadores de semillas y ladrones de pulpa), c) insectívoros: la base de la dieta son los artrópodos, ocasionalmente consumen otros animales y frutos.

RESULTADOS

Fueron capturados 460 individuos pertenecientes a 54 especies, 38 insectívoras, 12 granívoras, tres frugívoras y una

carnívora (Tabla III.1). La riqueza, capturas y recapturas mensuales, y capturas por condición migratoria y dieta se detallan en la Tabla III.2. Siete especies observadas en el sotobosque no fueron capturadas (Tabla III.3), la más importante por su abundancia y biomasa fue la charata, Ortalis canicollis.

El número acumulado de especies aumentó rápidamente al comienzo del muestreo y se estabilizó durante la estación seca (100 individuos acumulados). Volvió a incrementarse a principios de la estación húmeda debido por la llegada de los migrantes (Fig. III.2). La tasa de captura varió entre meses ($p < 0.01$, ANOVA de un factor con transformación logarítmica) y fueron significativamente mayores en los meses de la estación húmeda que en los de la estación seca ($p < 0.001$, contrastes "a priori", Sokal y Rohlf 1979) (Tabla III.4). La frecuencia de capturas en los distintos horarios (intervalos de 2 h) difirió entre estaciones (test de Chi cuadrado de homogeneidad, $X^2 = 78$, $p < 0.001$). En la estación húmeda las capturas fueron matinales, y en la estación seca ocurrieron más tarde por la mañana y variaron menos a lo largo del día (Fig. III.3) (Chi cuadrado de homogeneidad = 78, $p < 0.001$). Solo se observaron comportamientos reproductivos, y reclutas durante la estación húmeda, 14% de los individuos capturados entre diciembre y marzo fueron juveniles, en particular, en febrero representaron el 43% de las capturas.

Las especies más abundantes en cada estación se indican en la Tabla III.5. Las curvas de rango-abundancia mostraron que los meses de la estación húmeda son más ricos pero menos equitativos que los de la estación seca (Fig. III.4). Las especies

dominantes en la estación húmeda fueron frugívoras. Aproximadamente la mitad de las capturas de la estación húmeda (octubre a marzo) correspondieron a individuos residentes estivales o nómades (Fig. III.5). Todas las aves frugívoras capturadas en redes fueron visitantes estivales. El resto de las poblaciones migrantes o nómades fueron en su mayor parte insectívoras. Las aves granívoras fueron residentes con excepción de Tiaris obscura y de las palomas que presentaron nomadismo. La charata (Ortalis canicollis), no capturada en redes, es el frugívoro de mayor tamaño de esta comunidad y residió permanentemente en el bosque. Los frugívoros capturados en redes aunque muy numerosos pertenecieron solo a tres especies T. amaurochalinus (62 capturas), E. parvirostris (31 capturas) y E. albiceps (3 capturas). Las dos primeras especies fueron observadas reproduciéndose en el área. Su permanencia en el bosque coincidió con la época de mayor oferta de frutos, asociada a los meses de la estación húmeda (Fig III.6). El fío silbador solo fue capturado en el mes de marzo, coincidiendo esta observación con los datos de Marini y Cavalcanti (1990), y con lo observado en los muestreos de los siguientes años. Los insectívoros visitantes son en gran parte individuos de Vireo olivaceus (solo ocasionalmente frugívoro en este bosque), Coccyzus melacoryphus y tyrannidos grandes y medianos (Myiarchus swainsoni, Sublegatus modestus, Empidonomus aurantioatrocristatus y Myiodinastes maculatus). El ligero incremento de los granívoros en la estación húmeda se debe a mayores capturas de Coryphospinquus cucullatus y a desplazamientos de las palomas desde habitats más alterados hacia el bosque. La única especie granívora visitante estival (Tiaris obscura) fue rara. El

número de individuos frugívoros fue significativamente mayor de lo esperado para la estación húmeda, de acuerdo a la proporción de individuos capturados en cada estación ($\chi^2=17.89$, $p<0.001$), para granívoros e insectívoros la diferencia no fue significativa. Se utilizó la proporción entre recapturas y capturas como indicador de territorialidad (Martin y Karr 1986), donde se esperaba mayor proporción de recapturas en insectívoros (más territoriales). Sin embargo no se encontraron diferencias significativas al comparar las tasas de recaptura de insectívoros (20%) versus frugívoros y granívoros (14%), ni entre estación húmeda y seca (prueba de χ^2 de homogeneidad).

DISCUSION

Las redes de niebla capturaron gran parte del ensamble de aves de sotobosque. De las siete especies observadas pero no capturadas solo la charata puede ser considerada abundante. A pesar de que las redes fueron solo usadas a nivel del suelo se capturaron especies que frecuentaron las copas con la excepción de loros, palomas y rapaces. Probablemente esto ocurre porque la estructura vertical en este bosque es relativamente simple (ver Capítulo II). El dosel no excede los 20 m y la mayor densidad de ramas y hojas se encuentra en el sotobosque. Así como los frutos observados pertenecen en su mayor parte a especies arbustivas, los frugívoros desarrollan gran parte de su actividad en el sotobosque.

Las tasas de capturas mayores de la estación húmeda coinciden con el arribo de poblaciones migrantes y con el

reclutamiento. La mitad de las capturas de la estación húmeda corresponden a individuos de poblaciones visitantes. Además 14% del total de individuos capturados entre diciembre y marzo fueron juveniles. Podrían también existir diferencias estacionales en la actividad de las aves (Levey 1988a). Puede pensarse que en la estación favorable los recursos se encuentran más agrupados espacialmente (por ejemplo: frutos en un arbusto o insectos defoliadores en la copa de un árbol). La mayor frecuencia de movimientos de las aves entre parches de recursos podría manifestarse como mayor cantidad de capturas y menor proporción de recapturas. En los meses de la estación húmeda hubo más capturas de adultos de poblaciones residentes, pero no se encontró menor tasa de recapturas. Probablemente se superpone el efecto del período reproductivo, durante el cual las aves se manifiestan mucho más territoriales y pueden ser más recapturadas.

Observaciones de campo en Copo sugieren que cambios en la tasa de captura entre días de un mismo muestreo podrían estar relacionados a cambios en la humedad relativa ambiente, Karr y Braun (1990) encontraron variaciones entre ambientes relacionadas al microclima.

Las aves frugívoras fueron numerosas en capturas pero pertenecientes a unas pocas especies mientras que se observó una gran riqueza de insectívoros. En este bosque el recurso frutos no es muy variado. Todas las plantas con frutos carnosos se encuentran en el sotobosque y sus frutos tienen diámetros de 4 a 11 mm (esta tesis). Por el contrario el recurso insectos es

mucho más diverso (Bucher 1974, Protomastro 1988, Farji Brener y Protomastro 1992), no solo en tipos sino también desde el punto de vista de los microhabitats disponibles para los insectívoros (suelo, corteza, copas, etc.). Willson (1974) encontró que la adición de árboles en una serie de vegetación tiene un efecto desproporcionado de adición de especies debido a la aparición de nuevos gremios más que por la incorporación de especies a los gremios que ya existen. La mayor heterogeneidad del ambiente permitiría nuevas modos de uso del espacio.

Se observó correspondencia entre frugívoros y frutos, en particular por la visita en la estación húmeda de especies migrantes. En otros sistemas se ha observado que los frugívoros son más nómades que los insectívoros, reflejando movimientos en respuesta a la disponibilidad de alimento (Karr 1976, Martin y Karr 1986a). Martin y Karr (1986b) encuentran mayores tasas de recaptura en redes de niebla para los insectívoros (más territoriales) que para los frugívoros y granívoros más móviles o nómades, porque explotan recursos amanchonados, en el presente trabajo se observa una tendencia similar pero no es estadísticamente significativa.

Varias preguntas pueden plantearse a partir de lo observado:

- a) ¿El momento de partida del bosque de las especies de aves migrantes es similar, o depende de los tipos de frutos disponibles a fines de la estación húmeda?.
- b) ¿Existen desplazamientos entre bosques cercanos siguiendo la disponibilidad de frutos? ¿y entre ambientes del mismo bosque?.

TABLA III.1. Continuación.

Especies	Capturas en redes												RS	TG
	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A		
<u>Nystalus maculatus</u>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	P	I
<u>Picumnus cirratus</u>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	P	I
<u>Colaptes melanochloros</u>	1	0	0	0	0	1*	0	1	0	0	1	0	P	I
<u>Picoides mixtus</u>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	P	I
<u>Sittasomus</u>														
<u>griseicapillus</u>	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	P	I
<u>Xiphocolaptes major</u>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	P	I
<u>Drymornis bridgesii</u>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	P	I
<u>Lepidocolaptes</u>														
<u>angustirostris</u>	1	0	0	1	1	1*	3	3	1	1	2	0	P	I
<u>Campylorhamphus</u>														
<u>trochilirostris</u>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	P	I
<u>Upucerthia certhioides</u>	1	0	1	1	1	2	0	2	1	1	1	1	P	I
<u>Furnarius cristatus</u>	1	2	1	5	0	3	1	10	1	1	2	0	P	I
<u>Cranioleuca pyrrhophia</u>	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	2	P	I
<u>Asthenes baeri</u>	0	1	1	2	0	0	1	0	4	0	0	0	P	I
<u>Phacellodomus sibilatrix</u>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	P	I
<u>Taraba major</u>	0	0	0	1	1	0	0	1	0	2	2	3	P	I
<u>Thamnophilus</u>														
<u>caerulescens</u>	3	2	1	0	2	1	3	1	0	0	1	1	P	I
<u>Myrmorchilus strigilatus</u>	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	2	1	P	I
<u>Knipolegus striaticeps</u>	0	0	1	0	2	2	1	1	0	0	0	0	P	I
<u>Fluvicola pica</u>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	P	I

TABLA III.1. Continuación.

Especies	Capturas en redes												RS	TG
	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A		
<u>Todirostrum</u>														
<u>margaritaceiventer</u>	2	0	2	2	0	1	2	1	1	0	0	1	P	I
<u>Euscarthmus meloryphus</u>	0	0	0	0	1	1 [†]	1	0	0	1	0	0	P(?)	I
<u>Sublegatus modestus</u>	0	0	0	0	0	2 [†]	0	2	3	1	0	0	S	I
<u>Elaenia parvirostris</u>	0	0	0	0	5	9 [†]	6	5	3	1	2	0	S	F
<u>Elaenia albiceps</u>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	V	F
<u>Casiornis rufa</u>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	P/S	I
<u>Myiarchus swainsoni</u>	0	0	0	0	0	2 [†]	3	2	2	0	0	0	S	I
<u>Myiarchus tyrannulus</u>	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	S(?)	I
<u>Empidonomus</u>														
<u>aurantioatrocristatus</u>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	S	I
<u>Myiodynastes maculatus</u>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	S	I
<u>Cnemotriccus fuscatus</u>	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	P	I
<u>Serpophaga munda</u>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	P	I
<u>Stigmatura budytoides</u>	7	3	1	2	1	2 [†]	3	2	0	0	0	2	P	I
<u>Turdus amaurochalinus</u>	0	0	0	0	4	14 [†]	9	8	9	12	4	2	S/N	F
<u>Polioptila dumicola</u>	1	0	4	1	1	0	0	2	0	0	0	1	P	I
<u>Cyclarhis gujanensis</u>	1	0	1	0	0	0	2	1	3	0	0	0	P	I/G
<u>Vireo olivaceus</u>	0	0	0	0	0	6	5	1	11	6	0	0	S	I/F
<u>Piranga flava</u>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	P	I/F
<u>Saltator aurantiirostris</u>	3	3	0	0	1	8 [†]	0	1	3	1	0	1	P	G/I
<u>Saltatricula multicolor</u>	1	2	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	P	I
<u>Tiaris obscura</u>	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	S	G
<u>Sicalis flaveola</u>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	P	G/I

TABLA III.1. Continuación.

Especies	Capturas en redes												RS	TG
	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A		
<u>Coryphospingus cucullatus</u>	1	1	3	1	0	3	4	3	4	6	0	0	P	G/I
<u>Aimophila strigiceps</u>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	P	G/I
<u>Zonotrichia capensis</u>	1	1	1	2	5	2	1	2	0	0	0	2	P	G/I
<u>Poospiza melanoleuca</u>	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	P	G/I
<u>Molothrus bonariensis</u>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	P	G/I

TABLA III.3. Especies observadas, pero no capturadas en la Reserva de Copo durante 1986-1987. u: especies de sotobosque, nu: especies no usuales en el sotobosque.

Especies	Estrato
<u>Sarcoramphus</u> <u>papa</u>	nu
<u>Cathartes</u> <u>aura</u>	nu
<u>Coragyps</u> <u>atratus</u>	nu
<u>Ortalis</u> <u>canicollis</u>	u
<u>Chunga</u> <u>burmeisteri</u>	u
<u>Columba</u> <u>maculosa</u>	nu
<u>Columba</u> <u>picazuro</u>	nu
<u>Zenaida</u> <u>auriculata</u>	nu
<u>Aratinga</u> <u>acuticaudata</u>	nu
<u>Myiopsitta</u> <u>monacha</u>	nu
<u>Amazona</u> <u>aestiva</u>	nu
<u>Coccyzus</u> <u>cinereus</u>	u
<u>Heliomaster</u> <u>furcifer</u>	u
<u>Chlorostilbon</u> <u>aureoventris</u>	u
<u>Furnarius</u> <u>rufus</u>	u
<u>Parula</u> <u>pitiayumi</u>	nu
<u>Cacicus</u> <u>solitarius</u>	u

TABLA III.4. Resultado del análisis de la varianza de un factor aplicado a la tasa de captura diaria (capturas por 100 hs de red) para las muestras mensuales. La variable fue transformada como $y' = \log(y+1)$. gl: grados de libertad, MS: cuadrados medios. $P < 0.001$ ***

Fuente de variación	gl	MS	estadístico F
Meses	11	0.502	8.001***
Error	54	0.062	
Meses Est. Seca vs. Meses Est. Húmeda	1	3.160	50.423***
Total	65	0.137	

TABLA III.5. Especies más comunes por estación, de acuerdo a la tasa de captura. Estatus de residencia (RS) y grupos trófico (TG). Estas especies representan el 48% de las capturas de cada estación. P: residentes permanentes, S: residentes de verano y primavera, I: insectívoros, F: frugívoros, G: granívoros. Peso corporal \pm desviación estandar (n).

RS	TG	Especies	Tasa de captura	Masa corp.(n) en g
ESTACION SECA				
PR	I	<u>Stigmatura budytoides</u>	1.02	10.1 \pm 1.8 (17)
PR	G	<u>Zonotrichia capensis</u>	0.77	18.4 \pm 1.7 (12)
PR	I	<u>Furnarius cristatus</u>	0.57	24.8 \pm 2.3 (20)
PR	I	<u>Thamnophilus caerulescens</u>	0.57	19.7 \pm 2.1 (12)
PR	G	<u>Saltator aurantirostris</u>	0.51	40.0 \pm 3.3 (21)
PR	I	<u>Polioptila dumicola</u>	0.51	6.8 \pm 0.9 (6)
PR	I	<u>Todirostrum</u>	0.45	7.1 \pm 0.7 (10)
		<u>margaritaceiventer</u>		
ESTACION HUMEDA				
SR	F	<u>Turdus amaurochalinus</u>	4.11	54.9 \pm 4.3 (54)
SR	I/F	<u>Vireo olivaceus</u>	2.13	13.1 \pm 1.7 (24)
SR	F	<u>Elaenia parvirostris</u>	1.91	14.4 \pm 2.3 (28)
PR	G	<u>Coryphospingus cucullatus</u>	1.47	
PR	I	<u>Furnarius cristatus</u>	1.32	

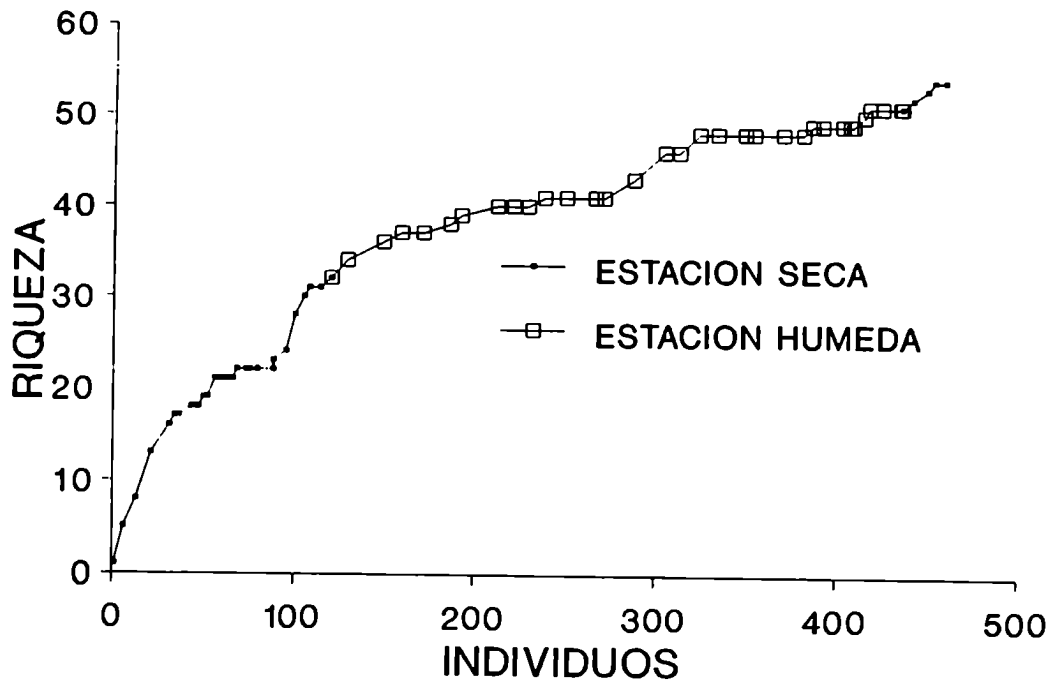


FIGURA III.2. Número de especies versus número de individuos acumulados. Hasta 100 individuos se trata de muestreos realizados durante la estación seca.

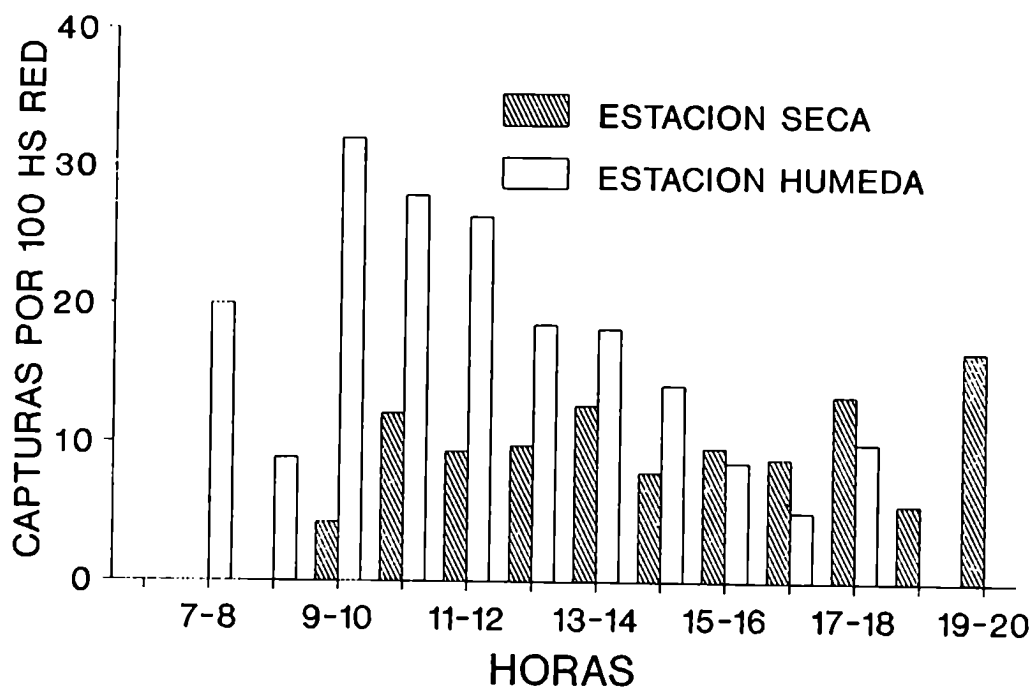


FIGURA III.3. Proporción de capturas/100 hs red por hora para la estación seca (línea llena) y la estación húmeda (octubre a marzo, línea punteada). Previamente se estandarizaron las capturas teniendo en cuenta el número de redes abiertas para cada horario en cada mes de muestreo, debido a la variación entre muestreos en el horario de apertura y cierre.

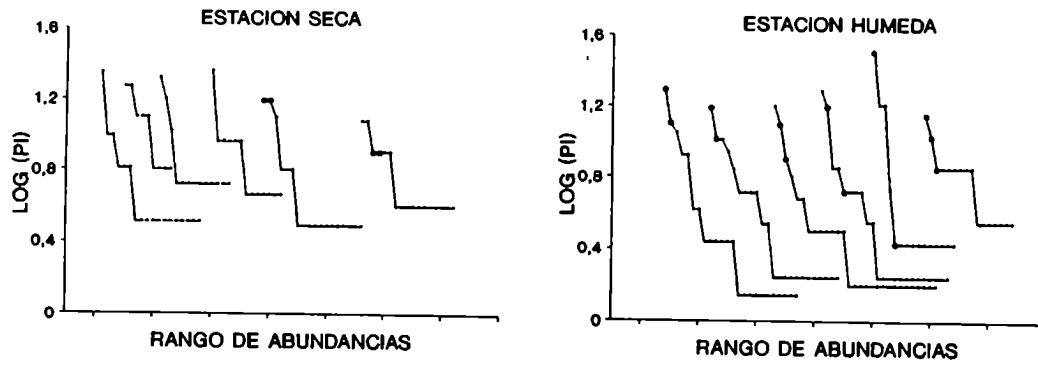


FIGURA III.4. Curvas de rango-abundancia mensuales. (·) insectívoros o carnívoros, (•) frugívoros o granívoros.

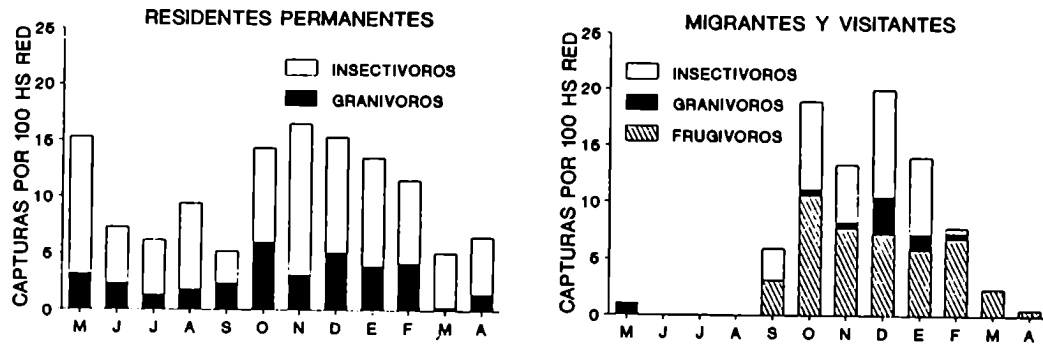


FIGURA III.5. a) Capturas/100 hs de red por grupos tróficos: frugívoros, granívoros e insectívoros. b) Número de especies.

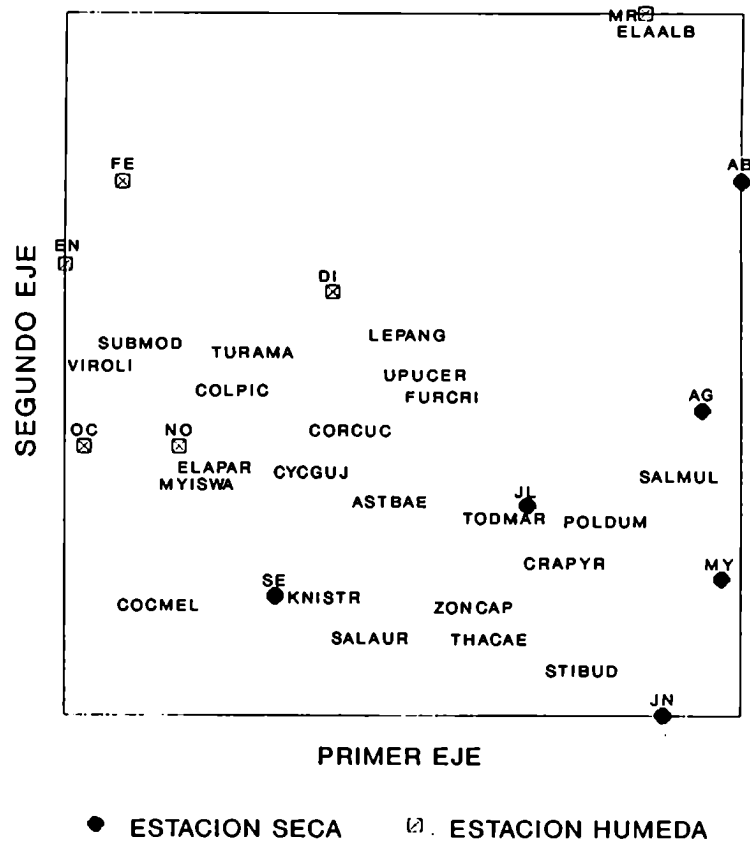


FIGURA III.6. Análisis de correspondencia (DECORANA, PC-ORD) para la frecuencia de captura por especie y por mes, con menor peso a especies raras. Los dos primeros ejes explican el 87% de la variación. Se grafican solo especies con más de 5 capturas.

CAPITULO IV:

AVES FRUGIVORAS

Y CONSUMO ESTACIONAL DE FRUTOS.

*"Seeds from fruits eaten by birds
are deposited where the birds defecate."*

Izhaki et al. 1991, J.of Ecology

RESUMEN:

1) *Hipótesis sobre las respuestas de las aves a la estacionalidad en la producción de frutos:* La marcada estacionalidad en la producción no permitiría la alimentación continuada en base a frutos, frugívoras residentes desplazarían la dieta hacia otros recursos en la época de escasez de frutos.

2) Gran parte de las especies con frutos carnosos fructificaron en baja abundancia. Las especies detectadas en este muestreo constituyeron las ofertas más abundantes y constantes entre años, Celtis pallida, Achatocarpus praecox, Schinus polygamus y Zyziphus mistol.

3) La charata (Ortalis canicollis) fue el frugívoro de mayor tamaño y residió permanentemente en el bosque. En la estación seca consumió menor proporción de frutos carnosos que en la estación húmeda, alimentándose también de hojas, flores y orugas.

4) Los frugívoros capturados en redes más abundantes fueron el zorzal (Turdus amaurochalinus) y el fío pico corto (Elaenia parvirostris), que se reprodujeron en el bosque durante la estación húmeda, alimentándose de frutos y artrópodos.

5) Se observaron dos síndromes en la morfología y modo de adquisición de los frutos: aves de mayor tamaño en relación a la longitud alar, con picos comprimidos, se alimentaron percheando y en grupos (charatas, y zorzales); aves más livianas y solitarias, con picos deprimidos tomaron los frutos en vuelo (fíos).

En la interacción plantas-aves dispersoras de semillas las preguntas básicas para un dado sistema son: (1) quienes son las especies dispersoras y (2) cuales son los frutos que utilizan. Así como las especies de plantas varían en la calidad de la recompensa, diferentes agentes dispersores podrán resultar más o menos eficientes en el servicio (Reid 1989). El comportamiento post-ingesta, el tiempo de retención y el tratamiento de las semillas en el tubo digestivo afectarán la disposición espacial de las semillas dispersadas (Stiles y White 1986, Malmborg y Willson 1988, Howe 1989) y, a menudo su germinación (Barnea et. al. 1990 y 1991, Clergeau 1992). Distintos tipos de frutos serán consumidos y dispersados en la medida en que el beneficio neto obtenido supere el costo de acceder a ellos y manipularlos (Martin 1985a, Hedge et. al 1991). Estos costos variarán según la morfología de los frutos, la accesibilidad de la oferta, las propiedades de la percha, el tamaño de la cosecha y la distancia entre ofertas (Levey 1987, Levey et al. 1984, Mermond and Denslow 1983, Denslow et al. 1986), y serán distintos según las características morfológicas y funcionales de las especies de frugívoros (Moermond and Denslow 1985, Wheelwright 1985b, Moermond et. al 1986).

En este capítulo se complementa el análisis del capítulo III, comparando los patrones de movimiento estacional de las especies de aves frugívoras y la composición estacional de su dieta en relación a la oferta (ver Figura III.1).

AREA DE ESTUDIO

Misma área que en el capítulo III, bosque secundario bien conservado.

METODOS

Desde marzo de 1986 hasta abril de 1987 se realizaron 14 muestreos de frutos y aves en un área de bosque secundario recuperado. Se midió mensualmente el número de individuos de leñosas con frutos carnosos maduros, abundantes o ralos, en una transecta de 4m x 1000 m. Esta medida no evalúa la densidad de frutos pero estima la probabilidad de encuentro con individuos portando frutos maduros. Por especie se pesó el fruto fresco entero, la semilla y se calculó la pulpa neta por diferencia. Frutos y semillas fueron pesados en grupos con una pesola (0 a 10 g) y por lo tanto no se obtuvo una medida de dispersión. Se midió también el diámetro mayor transversal, con un calibre. Mediante un refractómetro de campo se estimó el porcentaje de azúcares. Las observaciones de campo sugirieron que los principales nutrientes de estos frutos eran los carbohidratos. Sin embargo, como las lecturas del refractómetro no son específicas para azúcares, se expresan los resultados como porcentaje de sólidos totales (White and Stile 1985).

Desde mayo de 1986 hasta abril de 1987, se capturaron aves con redes de niebla, tal como se indica en el capítulo anterior. El contenido estomacal se obtuvo mediante lavado (Moody 1970).

Este método podría subestimar el consumo de semillas

regurgitadas, porque permanecen menos tiempo en el tubo digestivo. Las muestras se conservaron en alcohol 70° y se analizaron en el laboratorio. Se calcularon las proporciones de los distintos recursos en la dieta en forma similar al método de "Point-intercept" (Mueller-Dombois y ElleMBERG 1974). Se adosó a una caja de Petri una grilla con 221 puntos. Mediante una lupa binocular se registró el número de puntos de intersección de la grilla con artrópodos o semillas. Para reducir el error de medición, el procedimiento se repitió 10 veces para cada muestra y se promediaron los resultados. Las proporción de cada recurso se calculó en base al número de puntos cubiertos por cada tipo de recurso:

$$p_i = \frac{n_i}{\sum_{i=1}^b n_i}$$

Estas proporciones se ven afectadas por el grosor del recurso, siendo subestimados aquellos más gruesos. Sin embargo pienso que es válido con fines comparativos. Fueron considerados recursos todos los fragmentos de artrópodos y de semillas, semillas enteras y frutos enteros. La pulpa de frutos no se tomó en cuenta porque no era fácil de identificar. Para cada muestra se contaron e identificaron las semillas presentes. No se utilizaron métodos de volumen o biomasa debido al pequeño tamaño de estos contenidos.

Entre marzo de 1986 y abril de 1987, se cazaron 29 ejemplares de charata, 1 a 4 por mes. Fueron colectadas en la misma área de acción de las redes de niebla, en una extensión de aproximadamente 100 ha. No se cazaron más ejemplares por

tratarse de una Reserva. El tubo digestivo y su contenido se preservaron en alcohol etílico 70%. En el laboratorio se separaron e identificaron los recursos, se secaron a peso constante (40°C) y finalmente se pesaron (± 0.1 mg). Se determinaron y contaron las semillas encontradas en el tracto digestivo registrando su estado de conservación para estimar posible dispersión. Se consideraron semillas potencialmente dispersadas a aquellas encontradas sin daño visible a la altura del intestino.

Las aves capturadas en red y las cazadas fueron medidas y pesadas: peso corporal (con pesola), longitud punta pico a punta de cola y largo del ala (con cinta métrica), comisura, y alto del pico (a la altura de las narinas) (ambas con calibre). Para aumentar el tamaño de muestra, se utilizaron datos de aves capturadas en red en el muestreo 1988-1989 en el mismo bosque. Para cada individuo se calculó la relación entre el ancho de la comisura y el alto del pico y la razón entre peso corporal y largo del ala.

Las muestras de dieta se analizaron bimensualmente para facilitar las comparaciones dado que en algunos meses el número de muestras fue bajo.

RESULTADOS

Las plantas con síndromes de dispersión endozoica representaron el 64% de las especies de leñosas y cactáceas presentes en muestreos de vegetación en la Reserva (Protomastro

1988, Lopez de Casenave et al. 1995, Protomastro y Pelotto en prep.) (ver Tabla II.1). De estas 16 especies, se encontraron 11 con semillas intactas en heces y tubos digestivos de vertebrados, y además, semillas de dos herbáceas.

Las plantas leñosas con frutos carnosos maduros predominaron en la estación húmeda, pero pertenecieron solo a cuatro especies (Fig. IV.1). Las características de plantas y frutos se indican en las Tablas IV.1 y IV.2 respectivamente. No se observó ningún individuo de Z. mistol con frutos en la transecta a pesar de su alta área basal (Fig. II.4). En otro muestreo simultáneo solo se registró un ejemplar con frutos escasos (Protomastro 1988). Sin embargo, algunos individuos del ecotono bosques-pastizal produjeron abundantes frutos. Los frutos de Z. mistol tenían el mayor contenido de pulpa y mayor porcentaje de sólidos totales. S. polygamus, aunque poco abundante en área basal, produjo miles de frutos por planta durante tres meses en el verano y una segunda fructificación invernal. Se contaron numerosos individuos de C. pallida con frutos pero la oferta por individuo fue baja. Dos picos de fructificación observados formaron parte de un solo período laxo de diciembre a abril. J. rhombifolia y A. praecox fructificaron en setiembre-octubre y noviembre-diciembre respectivamente. Además de estas plantas, la hierba sangre de toro (Rivina humilis) produjo frutos en mayo y junio (invierno) y también durante los meses de verano, aunque esta oferta no fue medida.

Solo tres especies fueron identificadas como frugívoras con

alta abundancia en el bosque, otras fueron escasas, o consumieron frutos de modo ocasional (Tabla IV.3), o frecuentaron ambientes ecotonales (ver Capítulo II). La charata (Ortalis canicollis) (no capturable en redes de niebla) fue el frugívoro de mayor tamaño y residió permanentemente en el bosque (Fig. IV.2a). Los frugívoros capturados en redes fueron el zorzal blanco (Turdus amaurochalinus), el fío pico corto (Elaenia parvirostris), y el fío copete blanco (Elaenia albiceps), más escaso. Las dos primeras especies se reprodujeron en el área. Residieron en el bosque en la estación húmeda (Fig. IV. 2b), coincidiendo con el pico de oferta de frutos (Fig.IV.1). En estos meses (octubre a marzo) las aves frugívoras fueron capturadas en mayor proporción que lo esperado por el resto de las capturas, constituyendo el 27% de las aves en la estación húmeda y el 8% en la seca (Chi Cuadrado=26,51, $p<0.001$). A partir del muestreo de octubre cambió la proporción de redes de niebla de malla de 30 y 36 mm. Por ella es posible que en setiembre, los zorzales hayan sido subestimados y los fíos sobreestimados. Los zorzales se reprodujeron entre octubre y diciembre, y a partir del mes de febrero casi todas las capturas correspondieron a juveniles del año. El fío pico corto se reprodujo en la misma época, pero hacia el otoño se capturaron tanto adultos como jóvenes y la disminución de las capturas fue más gradual.

Las aves frugívoras de Copo difirieron significativamente en peso corporal, longitud total y ancho de la comisura (Tabla IV.4), y en la relación comisura a alto de pico y peso corporal a largo de ala (Fig. IV.5) (Prueba de Kruskal-Wallis, en todos los casos $p<0.001$). Las diferencias entre especies fueron

significativas excepto entre el fío pico corto y el fío silbador (comparaciones múltiples no paramétricas, Zar 1984, diferencias significativas con $p < 0.05$). Aunque no se midió la frecuencia de modos de adquisición de frutos para cada especie, se realizaron observaciones no sistemáticas. Las charatas volaban con lentitud desde el piso hacia la copa de árboles y arbustos, y descendían planeando. Se alimentaban posadas y en grupos. Los zorzales también comieron los frutos desde perchas, o buscaron alimento en el suelo. En la época reproductiva se los observó en pareja, pero frecuentemente se alimentaron en grupos, en particular, en febrero, los juveniles, en febrero formaron bandadas muy numerosas (decenas de individuos) y móviles. Los fíos tomaron frecuentemente los frutos de a uno, en vuelo (ver también Foster 1987).

La mayor parte de la dieta de la charata consistió en frutos carnosos y hojas de hierbas. Durante la estación de escasez (mayo a octubre) los frutos disminuyeron en importancia y se incrementó el consumo de granos, flores y orugas (proporción y número de frutos en la dieta mayor en estación húmeda, prueba de Mann-Whitney $p < 0.05$). Los zorzales y fíos consumieron frutos e insectos, pero el uso de frutos aumentó desde enero hasta abril (Fig.IV.4). La proporción de frutos en la dieta no difirió significativamente entre especies (Kruskal-Wallis=7.56 $p = 0.056$) pero si lo hizo el número de semillas consumidas (KW=37.03, $p < 0.001$). Los contenidos de charata mostraron mucho mayores números de semillas (media±desviación estándar 170 ± 260 , $n=29$) en comparación con el zorzal, el fío pico corto y el fío silbador (5 ± 9 $n=48$, 0.7 ± 1.7 , 4 ± 1 $n=3$ $n=18$ respectivamente).

Frutos de seis especies aparecieron en los contenidos de las aves frugívoras, incluyendo los de la hierba R. humilis. Las leñosas Z. mistol y J. rhombifolia, con frutos con semillas grandes, se observaron solo en contenidos de charata (Fig.IV.5 y Fig. IV.6). En lavados estomacales de zorzales y fíos realizado en 1988-89 se observó el consumo de frutos de Capsicum chacoense, Capparis atamisquea y Maytenus spinosa, pero muy ocasionalmente y en poca cantidad. En algunas muestras de zorzales de diciembre de 1988 aparecieron restos vegetales que pudieron ser cáscaras de frutos de Z. mistol. Ese mismo mes fueron observadas dos deyecciones de charata que contenían exclusivamente semillas de Z. mistol (47 y 96 semillas respectivamente).

DISCUSION

Gran parte de las especies con frutos carnosos fructificaron en muy baja abundancia, o no produjeron frutos todos los años (esta tesis, Protomastro 1988). Otras ofertas parecen asociarse a los ecotonos (ej. Z. mistol), a áreas con claros producidos por hormigas cortadoras (A. praecox), o a sitios más bajos e inundables durante las lluvias (S. polygamus). Estas diferencias espaciales hacen compleja la estimación de la abundancia de frutos. Para representar adecuadamente a las especies raras, a aquellas con disposición agrupada, o asociadas a ciertos microhabitats sería necesario utilizar un área de muestreo mayor o aumentar el número de muestras (en una medida en parte incompatible con los medios para el trabajo de campo). Sin embargo las especies detectadas con frutos en este trabajo

coinciden con lo observado por Protomastro (1988), y con observaciones adicionales de los autores entre los años 1985 a 1991, representando las ofertas más abundantes y constantes entre años.

Las aves frugívoras predominaron en la estación de mayor oferta de frutos (estación húmeda). La estación seca representó un período de escasez de recursos en general. La respuesta ante esta restricción varió con las especies, las charatas (de mayor tamaño y menor movilidad) cambiaron su dieta incorporando otro tipo de recursos como por ejemplo, flores. Zorzales y fíos emigraron del área (Fig. III.1).

La charata, el zorzal y el fío pico corto serían las especies responsables del movimiento de semillas de frutos carnosos para aves, tanto por su dieta como por su abundancia en el bosque. Sin embargo la única ave dispersora de los frutos presentes en invierno parece ser la charata. Esta ave es característica de los bosques chaqueños, en los cuales es común a pesar de la presión de la caza de subsistencia (Canevari y Caziani en prensa). Las charatas en general (Gro. Ortalis) y las pavas de monte (Gro. Penelope) son consideradas especies claves para la dispersión de semillas de los bosques neotropicales (Strahl y Grajal 1991), alimentándose en gran parte de hojas y frutos (Delacour y Amadon 1973, Terborgh 1986). Marion (1976) encuentra que la mitad de la dieta de Ortalis vetula está compuesta por frutos, y esa misma especie es considerada herbívora-frugívora por Christiansen (1978). En el trópico, Penelope purpurascens es uno de los dispersores de

Virola surinamensis cuyas semillas regurgita (Howe and Vande Kerkhove 1980). En el noroeste de Argentina, Parque Nacional el Rey, la pava de monte común (Penelope obscura) en otoño y primavera se alimenta de los frutos carnosos de varias especies (Brown 1986). En quebrada del Gallinato, cercana a la ciudad de Salta, esta misma especie consume frutos casi todo el año e incorpora también hojas a la dieta. Experiencias de germinación realizadas con una de las especies consumidas (tala trepador, Celtis chichape) indican que el porcentaje de germinación de semillas con pasaje por el tubo digestivo es similar al de semillas control, pero la velocidad de germinación es mayor (Mosqueira, Caziani, Derlindati y Monasterio, en prensa).

El zorzal blanco y los fíos han sido también previamente descritos como frugívoros (Willis 1979, Armesto et al. 1987, Foster 1987, Montaldo 1993). El zorzal es considerado por Short (1975) como parcialmente migratorio. El este de Bolivia y San Pablo (Brasil) representarían su rango invernal, nidificando a través del Chaco. En otras localidades de bosques chaqueños de Argentina es considerado residente permanente (Capurro y Bucher 1986, 1988, Nores et al. 1991) pero nuestros datos indican que la población de Copo se desplaza a otros sitios en invierno, probablemente comportándose como nómada. El fío silbador solo fue capturado en el mes de marzo, así como otros años (1988-1989), de paso en su migración a Brasil (Marini y Cavalcanti 1990). Otras aves fueron frugívoras solo ocasionalmente (Vireo olivaceus, carpinteros, grandes tyrannidos), aunque parecen ser consumir más frutos en sistemas tropicales. Es posible que el predominio de insectívoros en el bosque chaqueño pueda ser

explicado por el tipo de recursos disponibles. En este bosque el recurso frutos no es muy variado. Todas las plantas que fructifican en abundancia y casi todos los años se encuentran en el sotobosque y sus frutos tienen diámetros de 4 a 11 mm. Por el contrario, el recurso insectos es mucho más diverso (Bucher 1974, Protomastro 1988, Farji Brener y Protomastro 1992), no solo en tipos sino también desde el punto de vista de los microhabitats disponibles para las aves insectívoras (suelo, corteza, copas, etc.). En bosques secos de Venezuela se han descrito grandes cambios de dieta de aves, entre ambientes con distinta disponibilidad de frutos (Poulin et al. 1994a).

La proporción de frutos en la dieta de las aves frugívoras fue mayor hacia fines de la estación húmeda. Es posible que el mayor consumo de insectos a principios de esta estación se explique por las necesidades proteicas asociadas a la puesta y a la alimentación de los pichones (Mack 1990, Witmer 1996), o por la relación entre la disponibilidad de frutos y la de artrópodos.

Los fíos mostraron altos valores en la relación entre el ancho de la comisura y el alto del pico (picos deprimidos), asociados a la obtención de frutos en vuelo. La charata y el zorzal presentaron mayores razones entre peso corporal y largo del ala, correspondientes a aves poco voladoras que adquieren los frutos desde perchas (Moermond y Denslow 1985). La alimentación en vuelo es facilitada por el bajo peso corporal y bajas cargas alares que permiten gran maniobrabilidad y vuelo lento (Norberg 1986). Por otro lado, el pico es el instrumento más importante que poseen las aves para coleccionar el alimento, y el aparato

locomotor determina donde un ave puede alimentarse (Brand et al. 1994). Los modos de acceso a los frutos observados a campo coinciden con lo predicho por la morfología y con lo estudiado por otros autores Foster (1987b). Estos modos afectan el tipo de frutos a seleccionar y pueden resultar en distintos patrones de deposición de semillas (ver Introducción). Las aves que se alimentan desde perchas, como la charata o el zorzal, podrían utilizar con preferencia ofertas con tamaños de cosecha grandes o con plantas con frutos agrupados, aún mas, si se alimentan en grupos. Ofertas muy ralas por planta podrían no ser convenientes energéticamente. De algún modo esto llevaría a percibir la oferta de frutos como menos variada, donde llevado a un extremo solo las ofertas con grandes cosechas, serían consideradas como un recurso. La asociación entre animales sociales y ofertas agrupadas ha cosniderada también por Charles-Dominique (1995). A igualdad de otras limitaciones morfológicas, como por ejemplo el tamaño de comisura (Wheelwright 1985b) la dieta podría ser menos diversa en un aves percheadora que en una voladora. Además se observó que las charatas, percheadoras, de mayor tamaño corporal y comisura, utilizaron frutos grandes o con grandes semillas (Z. mistol y J. rhombifolia), no accesibles al parecer para zorzales y fíos (Fig. IV.6). También esta ave almacenó parte de la ingesta en el esófago distendido (buche funcional). Si se considera dentro del tiempo de manipuleo el tiempo de digestión (Courtney y Sallabanks 1992), almacenar parte de la ingesta para ser digerida luego, permitiría incrementar la tasa de consumo sin que el tiempo de digestión sea tan limitante (Levey y Duke 1992).

En noviembre-diciembre se sumaron las ofertas de C. pallida (numerosas plantas con pocos frutos) y A. praecox (escasas plantas pero con muchos frutos por planta). A. praecox está más representada en la dieta cuanto más percheadora fue el ave (Fig. IV.5). De modo similar, en enero-febrero la proporción de semillas de R. humilis (hierba con cosechas medianas) predominó solo en los fíos con respecto a los frutos de S. polygamus (enormes ofertas en plantas de disposición agrupada). Sin embargo estos resultados solo indican una tendencia, ya que el número de muestras es bajo. En el siguiente capítulo se desarrolla de modo más detallado y con mayor número de muestras la selección entre ofertas superpuestas.

En los sistemas naturales las reglas claras de selección descritas en el laboratorio (por ejemplo: Moermond & Denslow 1983, Levey et al. 1984, Sorensen 1984) pueden oscurecerse dependiendo de la abundancia y la disposición espacial de los ofertas (Denslow et al 1986). Sin embargo, en un bosque como el de este estudio, con baja diversidad de frutos carnosos y poca superposición de las fructificaciones, los recursos podrían ser más predecibles tanto espacial como temporalmente. La evaluación de las ofertas de frutos por las aves sería más sencilla, y por lo tanto, las reglas de selección más evidentes. A pesar del carácter difuso de esta interacción (Wheelwright & Orrians 1982), en sistemas pobres en frutos, si la selección es menos azarosa, los frugívoros podrían ejercer presiones de selección más fuertes y direccionales sobre los caracteres bajo control genético de las plantas, como por ejemplo: caracteres de la cosecha o el desplazamiento fenológico.

TABLA IV.1. Características de las plantas leñosas con frutos presentes durante el año de estudio.

Especies	Hábito (altura)	Frutos por planta	Area Basal en el bosque ^a
<u>Celtis pallida</u>	arbusto (2 m)	10 a 300	1.4±0.2
<u>Schinus polygamus</u>	arbusto (6 m)	5000 a 100,000	0.3±0.6
<u>Jodina rhombifolia</u>	árbol (4 m)	20 a 500	0.2±0.4
<u>Achatocarpus praecox</u>	arbusto (3 m)	1000 a 50,000	2.1±1.0
<u>Zizyphus mistol</u>	árbol (6 m)	50 a 1000 ^b	6.5±4.6
<u>Rivina humilis</u>	hierba (50 cm)	50 a 200	sin datos

^a Area basal de troncos y ramas en m² por ha, media y desviación estandar de siete parcelas de 225 m² cada una (Protomastro 1988).

^b Individuos de los ecotonos tenían cosecha de miles de frutos.

TABLA IV.2. Características de los frutos observados en la dieta de las aves.

Especie	Diámetro en mm n=20	Peso fresco en gr	Pulpa ^a fresca en gr	Sólidos ^b totales	
<u>Schinus polygamus</u>		4.3±0.1	0.03	0.02	20%
<u>Celtis pallida</u>		7.3±0.3	0.19	0.16	17%
<u>Achatocarpus praecox</u>		6.8±0.2	0.18	0.17	21%
<u>Zizyphus mistol</u>		10.8±0.7	0.77	0.66	40%
<u>Jodina rhombifolia</u> ^c		7.1±0.3	0.28	0.17	15%
<u>Rivina humilis</u>		5.2±0.9			

^a Peso fresco total menos la masa fresca de la semilla.

^b Medidos con un refractómetro de campo.

^c Diámetro de la semilla con arilo.

TABLA IV.3. Aves frugívoras, frugívoras ocasionales y depredadoras de semillas y pulpa en el bosque de la Reserva de Copo.

FRUGIVOROS CON ALTA ABUNDANCIA

Ortalis canicollis

Turdus amaurochalinus

Elaenia parvirostris

FRUGIVOROS OCASIONALES O CON BAJA ABUNDANCIA

Elaenia albiceps

Vireo olivaceus

Pachyramphus polychopterus

Pachyramphus viridis

Colaptes melanochloros

Empidonomus

aurantioatrocristatus

Myiodinastes maculatus

Myiarchus swainsonii

Myiarchus tyrannulus

DEPREDADORES DE SEMILLAS

Leptotila verreauxi

Columbina picui

Cychlaris gujanensis

Saltator aurantirostris

Saltatricula multicolor

Zonotrichia capensis

DEPREDADORES DE PULPA

Coryphospingus cucullatus

TABLA IV.4. Tamaño corporal (peso y longitud punta de pico a punta de cola) y amplitud de la comisura para las aves frugívoras dispersoras.

Especie	Peso en gr (n)	Longitud en cm (n)	Comisura en mm (n)
<u>Ortalis canicollis</u>	539.0±60.0 (24)	55.2± 2.1 (28)	19.3± 1.0 (22)
<u>Turdus amaurochalinus</u>	54.9± 4.4 (54)	21.9± 0.9 (50)	14.4± 0.7 (49)
<u>Elaenia parvirostris</u>	13.4± 1.4 (86)	14.2± 0.6 (74)	10.7± 0.5 (25)
<u>Elania albiceps</u>	15.2±1.8 (15)	14.9± 0.6 (16)	11.0± 0.4 (12)

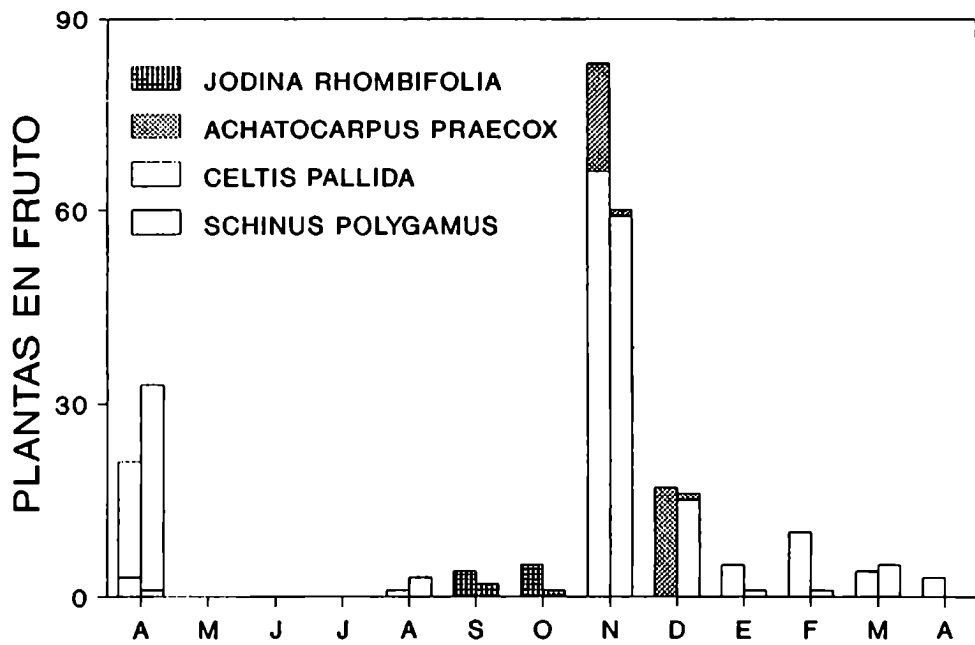


FIGURA IV.1. Número de plantas leñosas con frutos en una transecta de 4m x 1000m. La primera barra indica la frecuencia de plantas con frutos abundantes y la segunda individuos con frutos escasos.

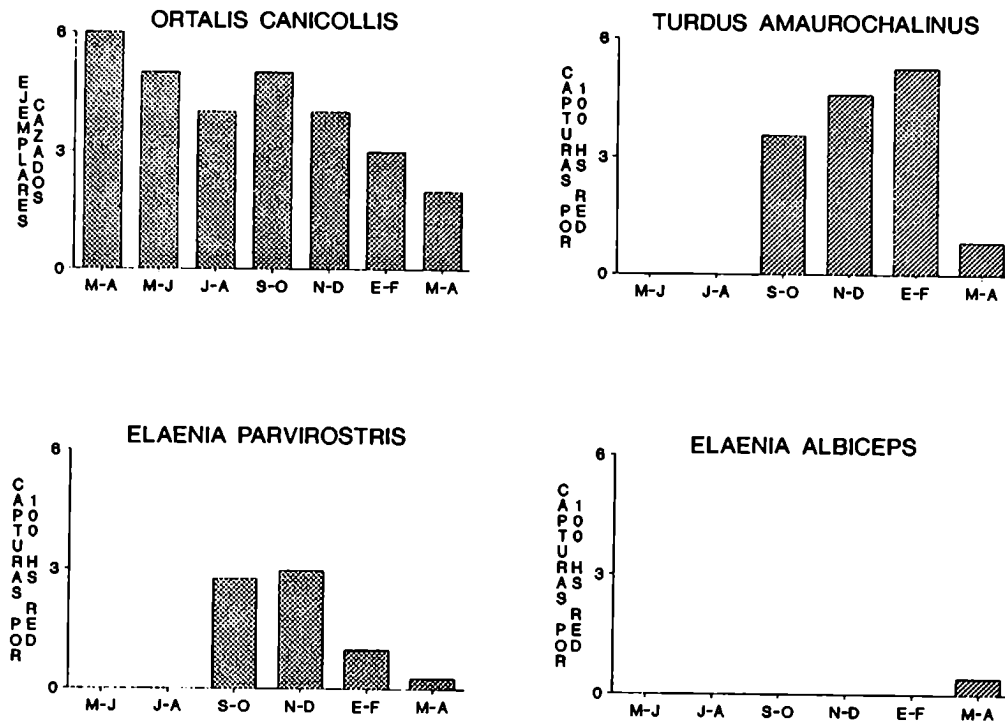


FIGURA IV.2. Presencia de aves frugívoras en el bosque. a) Número de charatas cazadas bimensualmente a lo largo de la picada de muestreo fenológico, solo representa un registro de presencia-ausencia, ya que el esfuerzo de muestreo no fue constante. b) Abundancia relativa bimensual de Turdus amaurochalinus, y Elaenia parvirostris, en capturas por 100 hs de red.

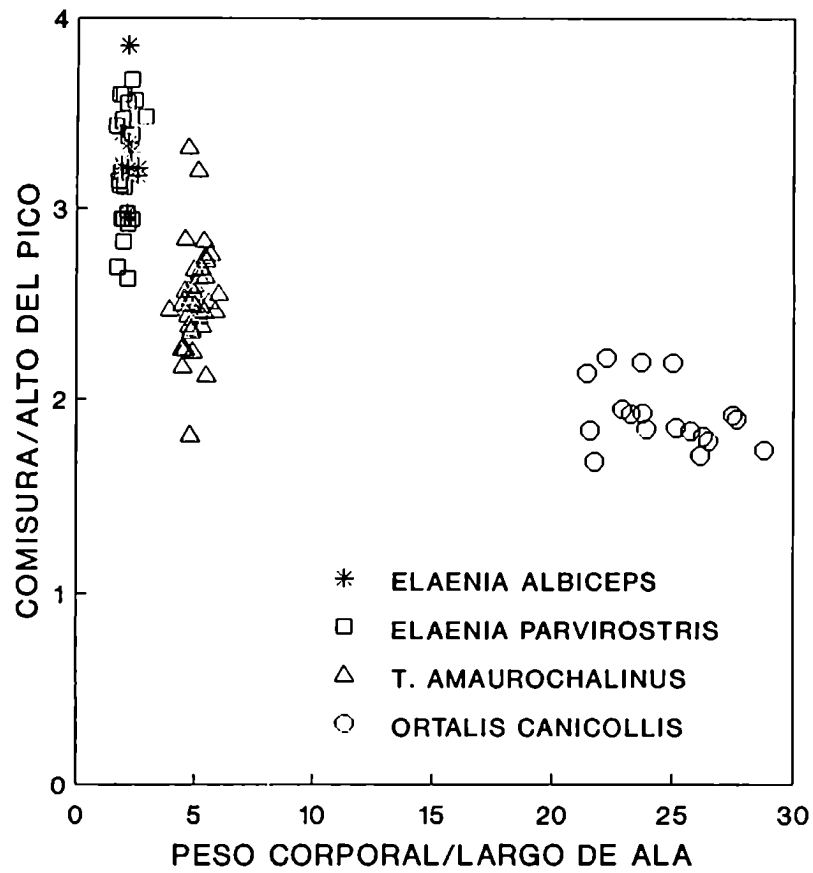


FIGURA IV.3. Variables morfológicas asociadas al modo de obtención de los frutos en las especies de aves frugívoras: razón entre el ancho de la comisura y la altura del pico versus la razón entre peso corporal y largo del ala (asociada a la carga alar: peso corporal en relación a la superficie alar).

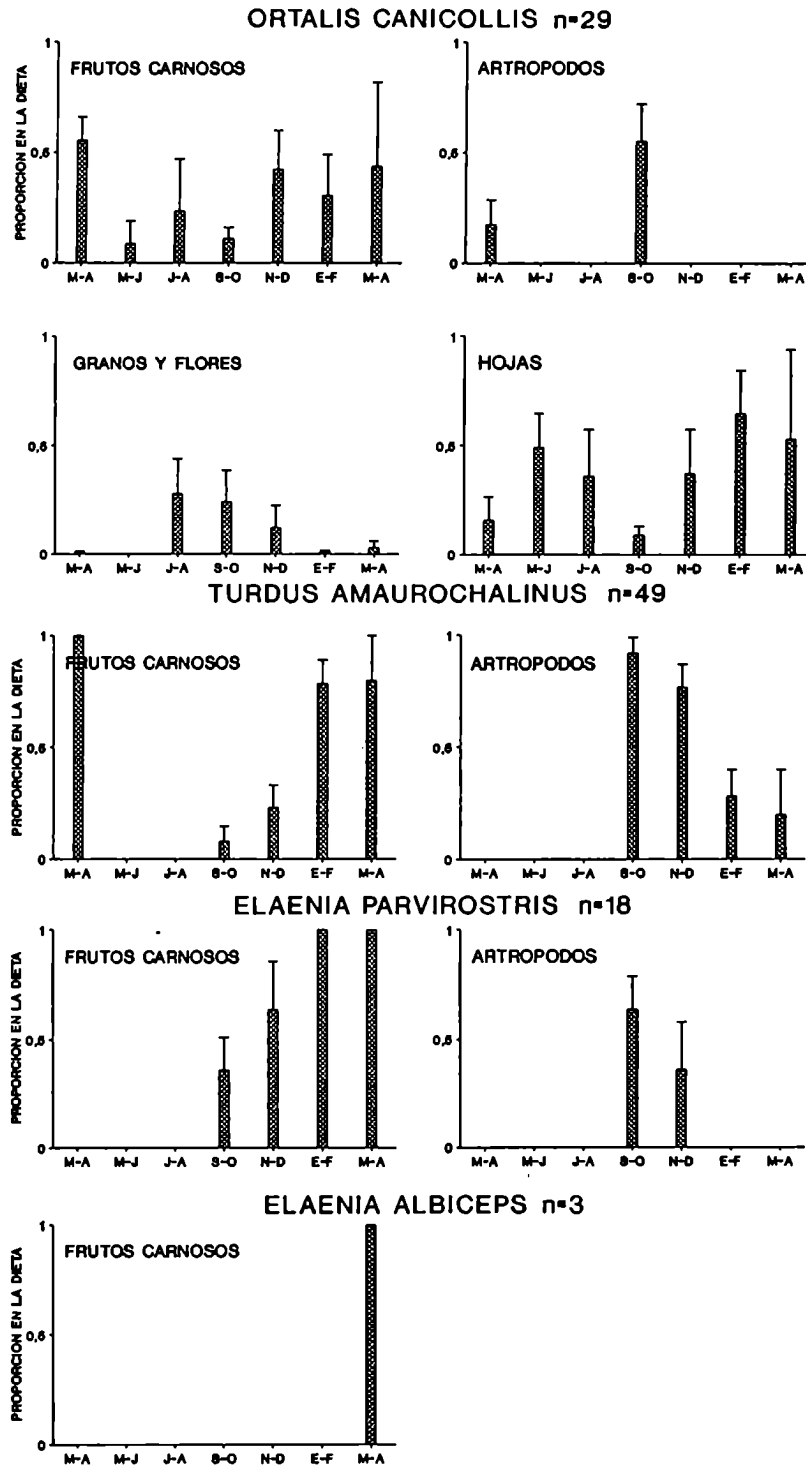


FIGURA IV.4. Dieta de las aves frugívoras. Media y error estándar de la proporción estimada a partir de una grilla.

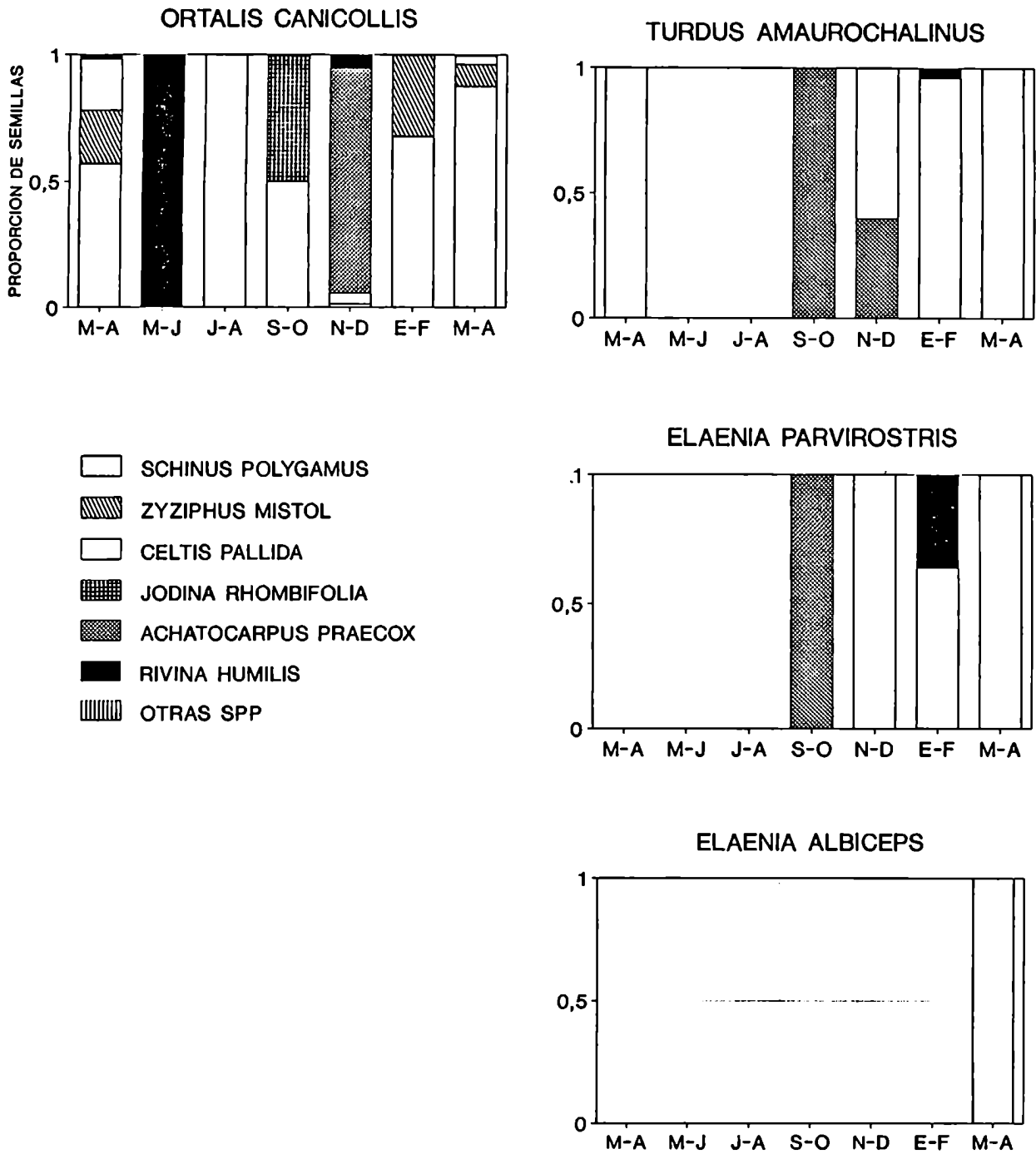


FIGURA IV.5. Consumo de frutos por especie de planta y de frugívoro: proporción media de semillas presentes en contenidos digestivos.

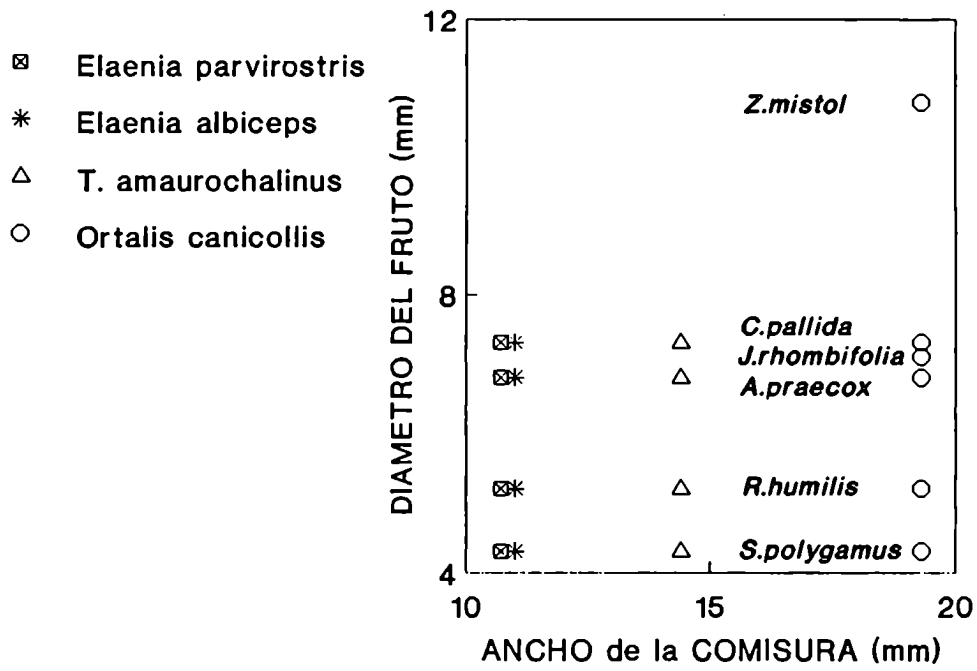


Figura IV.6. Relación entre el tamaño de la comisura de las aves frugívoras y el diámetro mayor transversal de los frutos presentes en sus dietas.

CAPITULO V:

PATRONES DE FRUGIVORIA

ENTRE BOSQUES.

"Defining a resource and sampling the array of resources used by organisms are both problems of heroic proportion, to which ecologist must address more attention."

Krebs 1989

- V.1. Abundancia y dieta de aves frugívoras en un bosque primario y un bosque secundario.
- V.2. Selección entre ofertas en manchones y ofertas ralas por aves con distintos síndromes de adquisición de frutos.

RESUMEN:

1) Las aves frugívoras fueron más abundantes en el bosque secundario y consumieron allí mayor cantidad de frutos en comparación con el bosque primario; utilizaron fundamentalmente los frutos más abundantes.

2) Se analizó la *Hipótesis sobre preferencia por recursos en manchones*:

A similares limitaciones en el tipo de frutos a consumir, aves percheadoras y gregarias se verán energéticamente limitadas para utilizar ofertas con cosechas pequeñas (incremento del costo de viaje entre frutos), prefiriendo ofertas con grandes cosechas. Voladoras y solitarias utilizarán tanto especies con cosechas ralas como abundantes.

3) Los zorzales (aves percheadoras y gregarias) consumieron significativamente más frutos de *A. praecox* (con miles de frutos por planta) que de *C. pallida* o *C. chacoensis* (decenas de frutos por planta) que los fíos, y esta tendencia fue similar en ambos bosques. La dieta de los zorzales no presentó diferencias significativas entre bosques, pero los fíos utilizaron más frutos de *A. praecox* en bosque secundario, cuya oferta en proporción a la de *C. pallida* predominó en ese ambiente.

En sus inicios, la teoría sobre el mutualismo frugívoro-planta postulaba la existencia de frugívoros especializados que utilizaban frutos muy nutritivos y dispersaban las semillas con alta eficiencia. En otro extremo, numerosas especies de frugívoros generalistas consumían variados frutos de baja calidad, que obtenían una pobre dispersión (Snow 1971, Mc Key 1975). Pero lo observado en los sistemas naturales mostró que los frugívoros consumen numerosas especies de frutos, y que frutos de alta calidad son utilizados por una gran variedad de dispersores, muchos de ellos de dudosa eficiencia (ver Capítulo I). Sin embargo, como se discutió previamente (Cap.IV), no todos los frutos son consumidos por todos los dispersores, ni los frugívoros consumen cualquier fruto disponible (Loiselle y Blake 1990, Fuentes 1994, Poulin et al. 1994, Poulin y Lefebvre 1996). Este mutualismo, a pesar de su carácter difuso, ha mostrado patrones consistentes en cuanto al tipo de fruto que los dispersores utilizan. En particular, la selección entre los diversos frutos por parte de las aves frugívoras es quizá uno de los aspectos más estudiados de la interacción. Los resultados son consistentes con la hipótesis de que las aves maximizan el beneficio neto en relación al costo de obtención (Krebs y Mc Cleery 1984, Moermond y Denslow 1983, Levey et al. 1984, Johnson et al. 1985, Denslow et al. 1986, Hedge et al. 1991). Por ejemplo, Levey y otros (1984) mostraron que cuando la distancia al fruto preferido se incrementa las aves eligen frutos menos apetecidos pero más cercanos. Sin embargo debido a la dificultad de estudiar la selección de los frutos a campo pocos trabajos han sido realizados al menos parcialmente fuera de aviarios (Willson y Melampy 1983, McPhearson 1987, Willson y Whelan 1989, Sargent

1990, Valburg 1992, Sallabanks 1993b).

Cuando los recursos son utilizados desproporcionadamente a su disponibilidad el uso es *selectivo*. No necesariamente la disponibilidad y la abundancia de un recurso son sinónimos, porque la *abundancia* es la cantidad de un recurso en el ambiente y la *disponibilidad* es la cantidad accesible al animal.

Aunque los términos selección y preferencia son usados indistintamente en muchos estudios, en esta tesis sigo el criterio de Johnson (1980) y Mainly y otros (1993) que definen *selección* como el proceso en el cual el animal elige un recurso, y *preferencia* como la probabilidad de que un recurso sea seleccionado cuando se ofrece en igual base que otros.

La preferencia de acuerdo a Chesson (1978) refleja cualquier desviación del uso al azar de una presa y por lo tanto toma en cuenta cualquiera de los factores biológicos que afectan a la tasa de encuentro (procesos de búsqueda) y a la tasa de ataque (procesos de manipulación) (Mainly et al. 1993). De este modo procesos selectivos como la elección del parche afectarán a la tasa de encuentro y se verán reflejados en un análisis de preferencia. Limitaciones morfológicas o las decisiones que el dispersor toma sobre la planta afectarían las tasas de ataque.

La mayoría de las medidas de preferencia asumen que la densidad de los recursos disponibles es constante. A menos que los recursos sean reemplazados a medida que son consumidos, esa condición no se cumple. Sin embargo en el caso de este estudio

puede considerarse: a) que los frutos eran muy abundantes en relación a los frugívoros b) que el período de muestreo fue corto (7 días por bosque) c) que no se observó depresión en la oferta o senescencia natural. De este modo es posible suponer que a pesar de que la oferta fue medida solo una vez esta permaneció relativamente constante durante los períodos de muestreo de las aves y que no fue deprimida por el consumo de modo significativo.

La selección de recursos (ya sea habitat, alimento, etc.) puede ser vista como un proceso jerárquico (Johnson 1980, Manly et al. 1993). Sallabanks (1993b) lo observó para la selección intraespecífica de frutos: los frugívoros decidieron en primer lugar a que parche ir a comer y luego, en el parche, seleccionaron entre los frutos disponibles, donde las claves de discriminación variaron en cada nivel. A mayor escala aún, la existencia de "tracking" (movimientos masivos de aves frugívoras entre bosque o pisos altitudinales) o la selección de habitat indicaría un primer nivel de selección donde el criterio utilizado sería, por ejemplo, la abundancia global de la oferta (Blake y Loiselle 1991, Loiselle y Blake 1991, Levey 1988a, Rey 1995, Kinnaird et al. 1996). Un proceso de selección hipotético podría verse como en la Figura V.1., donde a distintos niveles de selección variará la clave utilizada en la decisión.

En los sistemas naturales, una situación común (aún más en sistemas diversos) es la superposición temporal de las ofertas de distintas especies de plantas. En particular, en el bosque de Copo dos situaciones se han observado con más frecuencia: la superposición de la maduración de los frutos de Achatocarpus

praecox y Celtis pallida (noviembre-diciembre 1985 y 1986, febrero 1988) y la de las ofertas de Schinus polygamus y C. pallida (abril 1986, marzo-abril 1991). A pesar de la consistencia en los patrones de selección de frutos en aviarios, persiste la idea de que los sistemas naturales las variaciones espaciales de la oferta oscurecen los patrones de selección y, por lo tanto, generan presiones selectivas difusas (ver capítulo II).

Según los resultados expuestos en el capítulo anterior las aves frugívoras estudiadas en Copo responderían a dos tipos de síndromes desde el punto de vista del modo de obtención de los frutos: percheadoras vs. voladoras (Fig. V.2). Moermond y Denslow (1985) propusieron este patrón para aves frugívoras prediciendo el uso de ofertas agrupadas por las aves percheadoras. Levey y otros (1984), Charles-Dominique (1995) y Witmer (1996) sugieren que animales sociales o gregarios tenderían al uso de ofertas agrupadas. En particular, en Copo, estos dos patrones están asociados: las aves más percheadoras son a su vez las más gregarias, charatas y zorzales. No puedo afirmar que para ensambles de frugívoros de otros sistemas este patrón sea similar, y creo que puede ser una pregunta interesante. Podría pensarse, por ejemplo, que las aves que perchean para alimentarse están más expuestas a predación, y que la vigilancia cooperativa que puede realizarse en grupo podría representar una ventaja.

En el bosque de Copo es de esperar entonces uso diferencial ante las ofertas superpuestas donde las aves percheadoras y que

se alimentan en grupos usarían en mayor medida ofertas agrupadas. En el capítulo IV los resultados muestran una tendencia de este tipo, pero en el presente se analiza con más detalle esta hipótesis, y se discuten sus posibles consecuencias sobre el mutualismo.

Analizar la selección entre distintas ofertas a campo presenta ventajas y desventajas metodológicas con respecto a la selección dentro de ofertas de la misma especie.

a) Una desventaja es la dificultad de manipular la oferta si se requiere crear situaciones experimentales (ej. Sargent 1990, Sallabanks 1993b). En particular, además de los caracteres de los frutos y cosechas, uno de los factores que probablemente afecten con mayor intensidad la decisión de los frugívoros será la abundancia relativa de los diversos frutos (McPhearson 1987).

b) Así como individuos o frutos de la misma especie difieren entre sí, frutos de diversas especies presentan diferencias aún más marcadas. Desde este punto de vista, se trataría de recursos más fáciles de evaluar porque son muy distintos entre sí, y además las "claves" para su reconocimiento también los son (por ejemplo, el color). Por la tanto es de esperar tendencias más claras en la selección y más fáciles de demostrar en el campo.

c) Si consideramos como puede el investigador medir el uso diferencial de una u otra especie esto es sencillo a través de la dieta de las aves. En el caso de cosechas o frutos con distintos atributos dentro de una misma especie es necesario recurrir a métodos que estimen el uso de plantas con distintos atributos mediante, por ejemplo, tasas de remoción, visitas a parches, etc.

Los resultados de este capítulo se han dividido en dos partes, pero la metodología es común:

V.1) Abundancia de aves frugívoras entre bosques primarios y secundarios, composición de la dieta y uso de frutos: Son las aves frugívoras más abundantes en los bosques secundarios?. Es el consumo de frutos mayor?.

V.2.) Selección entre ofertas en manchones y ofertas ralas por aves frugívoras con distintos síndromes de adquisición de frutos. Comparación entre bosques primarios y secundarios.

Hipótesis sobre la preferencia por recursos amanchonados:

A similares limitaciones en el tipo de frutos a consumir (relación tamaño comisura/fruto) aves percheadoras y gregarias se verán energéticamente más limitadas para utilizar ofertas de cosechas pequeñas (incremento del costo de viaje entre frutos), prefiriendo ofertas con grandes cosechas. Voladoras y solitarias utilizarán tanto especies con cosechas ralas o como abundantes.

METODOS

Este trabajo se desarrolló en un bosque secundario (BS, mismo sitio que los anteriores capítulos) y en un bosque primario (BP) de la Reserva, distantes 5 km, cuya caracterización se indica en el capítulo II. En la estación húmeda 1988-1989 se muestrearon las aves frugívoras mediante redes de niebla y se analizó su dieta con lavados de tubo digestivo. Se abrieron las redes 43 días en tres períodos, (diciembre, febrero y abril), con 4463 hs de red, según se detalla en la Tabla V.1. Se utilizaron 20 redes de niebla (2m de alto por 14 de largo, 4 bandas),

dispuestas en 4 hileras (10 redes de malla de 30 mm, 10 redes de 36 mm). El protocolo de muestreo de aves frugívoras, dieta y análisis posterior fue igual al utilizado en los muestreos 1986-1987. La tasa de captura de aves frugívoras y no frugívoras se analizó mediante análisis de la varianza, aplicando transformación logarítmica, la cual mejoró el ajuste a los supuestos de este análisis. La normalidad se probó mediante una prueba gráfica y la igualdad de varianzas por el test de Barlett. Se empleó un diseño factorial con bloques (líneas de red), donde el primer factor fueron los bosques (BP y BS) y el segundo los períodos de muestreo (diciembre, febrero y marzo). La proporción de frutos en la dieta se analizó entre aves y entre bosques y entre meses mediante la prueba de Kruskal-Wallis de dos colas (en caso de dos muestras el resultado es equivalente a Mann-Whitney). A posteriori de la prueba de Kruskal-Wallis se utilizaron comparaciones no paramétricas tipo Tukey (Zar 1984). No se aplicó análisis de la varianza porque el diseño fuertemente desbalanceado (producto de las abundancias de los frugívoros en el bosque!) no permitió satisfacer el supuesto de homocedacia.

Se describió la presencia de las ofertas de frutos más abundantes. Su descripción cuantitativa no fue hecha con excepción del mes de febrero, por problemas para estimar ofertas con patrones espaciales muy diversos (ver Discusión).

En febrero de 1989, única situación de oferta superpuesta, se midió la abundancia de frutos en 20 parcelas en cada bosque, ubicadas al azar en la misma área de trabajo de las redes de niebla. En cada parcela (3 m x 25 m) se contó el número de

plantas con frutos y sin frutos de las especies fructificantes, clasificándolas según su tamaño como grande, mediana y pequeña. Se registró también el número de frutos maduros por planta, si era muy elevado se contaban algunas ramas y se estimaba el resto contando volúmenes de frutos equivalentes. Se calculó la densidad de frutos (frutos maduros/m²), la densidad de plantas con y sin frutos, la proporción de plantas con frutos (plantas con frutos maduros/total de plantas potencialmente fructificantes), y la cosecha media por parcela (media de frutos por planta para plantas con oferta de frutos maduros mayor que cero). La inferencia estadística se realizó por medio de la prueba de Mann-Whitney de dos colas. La asociación entre plantas con y sin frutos, según sus tamaños y tipo de bosque se analizó mediante pruebas de Chi cuadrado para tablas multidimensionales (Everitt 1992). El agrupamiento espacial de las variables de oferta se midió por la relación varianza/media, a pesar de tratarse de la medida más simple se aplicó porque no se cumplieron los requerimientos de otros métodos (Krebs 1989).

La dieta de las aves frugívoras se analizó mediante pruebas de Mann-Whitney de dos colas. Se construyó un gráfico de preferencias para comparar la proporción de frutos en la dieta con su proporción en el hábitat. Se discutió el efecto de la medición de la oferta sobre las estimaciones de preferencia. A partir de este capítulo el análisis se centró en la aves dispersoras capturables en red, porque era posible obtener mayor cantidad de muestras sin necesidad de coleccionar los individuos.

Dada la alta similitud entre las especies del Genero Elaenia (en su morfología, modo de alimentación y dieta) son analizadas en

conjunto, facilitando de este modo las comparaciones estadísticas.

RESULTADOS.

V.1. Abundancia y dieta de aves frugívoras en un bosque primario y un bosque secundario.

Fueron capturadas 950 aves de las cuales 409 fueron zorzales (43%) y 111 fíos (E. parvirostris y E. albiceps)(12%). En BP las aves dispersoras representaron el 47% de las capturas y en BS el 60%. Las capturas por 100 hs red de frugívoros y no frugívoros se representan en la Fig. V.3. y en la tabla V.2 se indican los resultados del análisis de la varianza para las abundancias relativas de zorzales y fíos, y aves no frugívoras. Los zorzales presentaron un pico de capturas en el mes de febrero, que fue más marcado en BS. Los fíos fueron más capturados en BS y las aves no frugívoras presentaron patrones similares en ambos bosques siendo más capturadas en diciembre. Muestreos mediante conteos con binoculares en estaciones fijas mostraron tendencias similares, e iguales relaciones de abundancia entre fíos y zorzales (Protomastro, Caziani y Mermoz, en prep.).

En diciembre la única oferta observada fueron los grandes frutos de Zyziphus mistol, consumidos por la charata (se recolectaron dos deyecciones con decenas de semillas), y en febrero se superpusieron ofertas abundantes de A. praecox y C. pallida. En abril se detectaron solamente los frutos de S. polygamus.

Las muestras de dieta en el bosque secundario tenían mayor proporción de semillas y número de semillas, en particular de A. praecox y S. polygamus (Tabla V.3.). La proporción de semillas (Fig. V.4) y el número total de semillas en la dieta fue similar para zorzales y fíos, pero los zorzales mostraron mayor número de semillas de A. praecox y los fíos más semillas de S. polygamus.

El consumo de semillas en general y en particular de frutos de A. praecox y C. pallida fue mayor en febrero, y el de S. polygamus predominó en abril (Tabla V.3.). Las proporciones de las distintas semillas en la dieta se indican en la Figura V.5.. La distribuciones del número de semillas en los contenidos mostraron mayores números de semillas en especies de plantas con cosechas grandes (S. polygamus y A. praecox) que en C. pallida (prueba de Chi Cuadrado de homogeneidad para contenidos con 4 semillas o menos y con más de cuatro, zorzal $X^2=25,54$ y fíos $X^2=17,18$, $p<0.001$, $gl=2$) . Esta tendencia fue más marcada en los zorzales (Figura V.6).

V.2) Selección entre ofertas en manchones y ofertas ralas por aves con distintos síndromes de adquisición de frutos.

En el mes de febrero los zorzales fueron significativamente más capturados en el bosque secundario, sin embargo se destaca que la mitad de los zorzales se capturaron el primer y tercer día de red y se sospecha que esta diferencia pudo ser provocada por el paso de grupos de juveniles del año (Tabla V.4). Los fíos capturados en febrero fueron todos individuos de Elaenia parvirostris.

En el bosque primario predominó la oferta de frutos de C. pallida (Tabla V.4), donde fueron mayores tanto los frutos por metro cuadrado como la proporción de plantas de tala con frutos y el tamaño medio de la cosecha. A pesar de que el número de plantas de A. praecox por parcela fue mayor en BS, la oferta no presentó diferencias estadísticamente significativas. Como tendencia general la oferta del bosque secundario en proporción sería más rica en A. praecox (al haber menos tala). En la Figura V.7. que las distribuciones de tamaño de las plantas y la probabilidad de producir frutos según el tamaño no son independientes. En BS predominaron plantas pequeñas y la proporción de plantas con frutos fue mayor a mayor tamaño (Fig. V.8). La relación varianza/media mostró que los frutos de A. praecox se presentaban agrupados, pero no se hizo evidente el agrupamiento de plantas con frutos en las parcelas (Tabla V.5). Los zorzales consumieron más semillas de A. praecox y menos de C. pallida que los fíos tanto en el bosque primario como en el secundario, aunque la proporción de frutos y el número total de semillas no presentaron diferencias significativas entre especies.

La preferencia entre las ofertas se analizó en primer lugar considerando la densidad media de frutos de cada especie como la oferta disponible (Tabla V.4). Expresando las densidades como proporción indica que en ambos bosques predominó la oferta de A. praecox, aún más en BS (Fig.V.8.a). El zorzal pareció consumir los frutos en proporciones similares a su abundancia, aunque en BP muestran preferencia por A. praecox y rechazo por C. pallida. La dieta de los zorzales fue muy similar entre bosques (prueba

de Mann-Whitney). Los fíos presentaron cierta preferencia por el tala y el molle y rechazo por tala blanca, consumiéndolo en menor proporción a la densidad de frutos. La dieta de los fíos cambió entre bosques, donde la proporción de A. praecox en BS fue significativamente mayor (prueba de Mann-Whitney $p < 0.05$).

Se construyó otro gráfico de preferencias utilizando como medida de la oferta la proporción de frutos por parcela (Tabla V.4) que refleja la mayor regularidad de la oferta de C. pallida, y la concentración espacial de los frutos de A. praecox (Tabla V.5). En este caso los zorzales rechazan los frutos de tala y prefieren marcadamente los de A. praecox. El patrón para los fíos es similar pero menos marcado en BS, y en BP utilizarían las ofertas como se presentan.

DISCUSION

Varios estudios mencionan mayores abundancias de frutos y frugívoros en bosque secundarios (Howe 1984b, Martin 1985b, Martin y Karr 1986b). Para los bosques de Copo, Protomastro y Pelotto (en prep.) observaron mayores áreas basales de C. pallida y A. praecox (y también mayores cantidades de plántulas) en BS que en BP, pero el área basal conjunta de las especies con frutos dispersados por aves no difirió. Sin embargo si se compara esos resultados con los presentes, aunque la tendencia en el área basal parecer ser similar (si consideramos el número de plantas en cada bosque y sus tamaños) se observó que la probabilidad de

frutificar se incrementa con el tamaño, situación común en otras plantas también (ver por ejemplo Sallabanks 1992, Willson y Whelan 1993). Al menos en la situación estudiada, en el bosque secundario las mayores áreas basal de C. pallida y A. praecox serían el resultado de numerosos individuos pequeños o medianos, y por lo tanto con menores fructificaciones. Protomastro y Pelotto no encontraron diferencias para las áreas basales de S. polygamus, probablemente la estimación de su abundancia es difícil, porque es una planta poco abundante y los individuos se agrupan espacialmente. En el presente muestreo solo se observaron plantas de esta especie en BS (Fig. V.7), y consumo de sus frutos fue significativamente mayor también para estos bosques (Tabla V.3).

Las diferencias en áreas basales o densidad de plantas pueden sugerir una tendencia hacia la mayor o menor producción de frutos en un sitio dado, sin embargo la dificultad de estimar adecuadamente las diferencias en abundancias de plantas raras, o agrupadas espacialmente es muy seria. Incluso la comparación de la abundancia entre especies puede resultar absurda si la distribución de las variables son muy distintas, ya que en este caso ni siquiera es posible utilizar test no paramétricos (Siegel 1977). Si se toma en cuenta que no todos los individuos de una especie producen frutos (no solo si se trata de especies dioicas como el molle y la tala blanca, sino también por tamaño, microhabitat, etc.) la estimación de la abundancia de frutos resulta aún más difícil que la de la abundancia de la especie en cuestión. En este muestreo en particular solo se tuvo éxito en la medición de las ofertas superpuestas de febrero, en abril fue

posible observar individuos de S. polygamus en frutos no era posible aplicar un método de parcelas, que con un esfuerzo de muestreo razonable, permitiera discriminar en que bosque la oferta era más abundante. En febrero, el muestreo no pudo detectar diferencias en la oferta de A. praecox, a pesar de que de modo grosero a campo, podría pensarse que los frutos eran más abundantes en BS. En algunos casos el muestreo en parcelas (que es el sugerido por la bibliografía Blake et al. 1991) ha servido para detectar diferencias para especies abundantes (este capítulo, capítulo VI), o entre microhabitats (capítulo VI) pero quizá una combinación de métodos pueda ser más adecuada para la comparación de las ofertas a nivel de la comunidad: utilizar transectas extensas (obliga a su trazado a machete!) y contar el número de plantas con frutos de cada especie (como en el capítulo III), inclusive de herbáceas, y luego estimar en forma independiente el tamaño de la cosecha de cada especie. Sería aún mejor si se tuviera repetición de la transecta y si estas representaran de algún modo la diversidad de microhabitats o ambientes. Obviamente el esfuerzo para realizar este muestreo, considerando la fisonomía del Chaco seco, es enorme. Sin embargo según mi experiencia, la transecta utilizada en 1986-87 reflejó lo que observaba en el campo, y esto no es poco.

Algunas especies de plantas con frutos carnosos parecen predominar en BS, y otras como C. pallida presentó más frutos en BS, por lo tanto no puede distinguirse una tendencia general clara. Sin embargo, en general, hay más dispersores en BS, y el consumo de semillas es mayor (en particular semillas de A. praecox y S. polygamus). ¿Hay también más sitios apropiados para

la instalación de estas especies en BS? La mayor cantidad de plántulas de A. praecox y C. pallida que encontraron Protomastro y Pelotto, o la mayor cantidad de individuos de tamaño pequeño (probablemente más jóvenes) observada en este muestreo (Fig.V.7) hacen interesante la pregunta. El clareo provocado por la extracción selectiva podría favorecer la producción de frutos de algunas de esta especies y la invasión de plantas con frutos dispersados por aves?. Las especies beneficiadas por el clareo encontraría mayor disponibilidad de sitios apropiados para su establecimiento luego del disturbio?

El muestreo de oferta en general detecta menos especies en fruto que las utilizadas por las aves, pero la mayor proporción de la dieta de las aves está constituida por las ofertas abundantes (Fig.V.5, Tabla V.3, también en McPhearson 1987). Esto es consistente con los resultados de experiencias de aviario (ver Capítulo I) donde el tiempo de viaje aparece como determinante en la elección, y refuerza la idea de que las plantas competirían por los dispersores (Wheelwright 1985a, Gorchov 1988). En particular para Copo, Protomastro (1988) propone que las especies raras tenderían a fructificar desplazadas de las especies más abundantes para evitar la competencia por los frugívoros.

No se detectaron tendencias en el grado de frugivoría en la especies de aves estudiadas. Pero si se toma en cuenta que el tamaño corporal de los zorzales triplica al de los fíos, los Elaenia movilizarían más semillas que los Turdus en relación a su tamaño. A pesar de que el número de semillas por contenido

no difirió entre especies, estos números son mucho más variables en los zorzales el número máximo de semillas observado duplica al máximo observado en los fíos. Sin embargo especies de plantas con grandes cosechas son probablemente depositadas en grandes números (y probablemente cerca de las plantas productoras, Izhaki et al 1991), aún más por los zorzales (Fig. 6), reflejo en parte del tamaño corporal y del modo de alimentación (Malmborg y Willson 1988). Varios autores han discutido o analizado el efecto del modo en que son depositadas las semillas sobre la competencia entre las plántulas (tanto intraespecífica como inter), la depredación sobre semillas y plántula y la presencia de defensas antiherbívoro (Stiles y White 1986, Howe 1989, Loiselle 1990, Izhaki et al. 1991). De este modo es posible hipotetizar que las diferencias en el modo de deposición de semillas entre los dispersores de este bosque afecten el éxito de la instalación, incluso a través de dispersión secundaria. En Copo algunas especies de hormigas colectaban semillas del suelo, utilizaban probablemente los restos de pulpa, y luego depositaban las semillas en el "basurero" del hormiguero, donde se observaron grupos de plántulas desarrollándose (al menos de C. pallida). Este tipo de dispersión es un aspecto muy poco estudiado en la interacción.

El patrón más consistente en el uso de ofertas superpuestas es que los zorzales consumieron casi exclusivamente frutos de la oferta con grandes cosechas, y que los fíos incorporaron muchos más frutos de ofertas menos amanchonadas en la dieta (tanto C. pallida como Capsicum chacoensis) (Tabla V.6). Los frutos de estas especies tienen tamaños similares, aunque ligeramente más

grandes en el caso de C. pallida. Junto con los frutos de Z. mistol poseen las mayores relaciones de peso de pulpa a peso de semilla (entre 85 a 95%) (Tabla IV.2). De este modo, desde el punto de vista del manipuleo resultarían equivalente para ambos tipos de frugívoros. En febrero de 1991 (capítulo VI) tuvo lugar otra situación de oferta superpuesta entre S. polygamus y C. tala, en el mismo sentido de lo esperado, fue mayor el uso de la oferta con grandes cosechas por los zorzales, aún cuando en este caso el molle posee frutos pequeños con baja relación pulpa/semillas, que podría resultar desventajoso para un ave del tamaño del zorzal (Fig. VI.2 y VI.3) (White y Stiles 1991). Los fíos respondieron a las variaciones de la oferta entre especies, donde la oferta de tala fue más escasa (BS) utilizaron mayores cantidades de A. praecox.

El análisis de preferencias debe ser considerado con cautela. En primer lugar, la distribución de la variable densidad de frutos para las dos especies detectadas es tan disímil que no es posible decir demasiado sobre las abundancias relativas de los frutos. En la figura V.8.a se calculan las proporciones de la oferta en base a las densidades, o sea, que de algún modo se acepta que mayores densidades de frutos de A. praecox indicarían mayor disponibilidad en el ambiente, a pesar de que en gran parte de las parcelas estudiadas la oferta fue cero. En la Figura V.8.b se intenta considerar esta característica dentro de la oferta y se utiliza el promedio de las proporciones de frutos por parcela (si se utilizara la mediana la oferta de A. praecox sería cero). En cierta forma expresa la probabilidad de encuentro con las distintas ofertas,

pero no considera que si un frugívoro accede a una planta de A. praecox dispone de numerosos frutos prácticamente sin costos de viaje. Probablemente la gran dificultad para analizar la preferencia de aves con distinto tamaño corporal y modo de adquirir los frutos sea que perciben distinta disponibilidad de las ofertas, a pesar de que la abundancia en el ambiente es la misma.

El patrón de uso fue consistente con lo esperado por la hipótesis que se planteó, y mostró que es posible predecir en cierto grado el tipo de frutos a utilizar por un dado frugívoro, incluso en un análisis fuera de los aviarios. Es importante destacar que a pesar de la fuerte relación entre el tamaño de la cosecha y la remoción de semillas (ver numerosas referencias en el capítulo I) en este estudio, dependiendo de la morfología y comportamiento del dispersor, ofertas con cosechas pequeñas pueden ser intensamente removidas. A pesar de la variabilidad espacial de la oferta, de que la remoción de los frutos de un individuo se verá afectada por la identidad y características de las plantas vecinas, de que la abundancia relativa de las ofertas variará probablemente entre ambientes o microhabitats, distintos tipos de frugívoros pueden mostrar patrones consistentes y predecibles en el uso de frutos, que hacen un poco menos difusa la relación entre los participantes en este mutualismo. Muchas preguntas quedan sin responder:

a) En que medida la selección que realizan los vectores representa presiones selectivas sobre caracteres de las plantas preferidas? Por ejemplo, sobre el tamaño de la cosecha o el desplazamiento fenológico?.

b) Pueden las plantas "preferidas" constituir recursos claves para las aves, o explicar sus desplazamientos dentro de un habitat o entre habitats?.

c) Difieren los vectores en el tratamiento que dan a las semillas en el tubo digestivo? Este tratamiento difiere según la especie de planta?. ¿de que modo la composición de las deyecciones afectará la supervivencia de las plántulas?

d) Para plantas con oferta amanchonadas y asociadas a ciertos microhabitats, la deposición de numerosas semillas en sitios donde los adultos han sido exitosos podría representar ventajoso para la instalación de los nuevos individuos?.

TABLA V.1. Esfuerzo de muestreo en horas y días de redes,
capturas de aves frugívoras y no frugívoras por mes y tipo de bosque.

		BP	BS	T
DICIEMBRE	Horas de red	614	542	1156
	Días de redes	6	7	13
	ZORZALES	37	23	60
	FIOS	12	33	45
	FRUGIVOROS	49	56	105
	NO FRUGIVOROS	80	75	155
	CAPTURAS TOTALES	129	131	260
FEBRERO	Horas de red	641	643	1284
	Días de redes	7	7	14
	ZORZALES	82	195 ^(a)	277
	FIOS	10	18	28
	FRUGIVOROS	92	213	305
	NO FRUGIVOROS	80	91	171
	CAPTURAS TOTALES	172	304	476
ABRIL	Horas de red	1296	728	2024
	Días de redes	7	9	16
	ZORZALES	39	33	72
	FIOS	5	33	38
	FRUGIVOROS	44	66	110
	NO FRUGIVOROS	51	53	104
	CAPTURAS TOTALES	95	119	214
	GRAN TOTAL	396	554	950

(a) 47% de los zorzales fueron capturados en el primer y tercer día de red (29% de las horas de red).

TABLA V.2. Resultados del análisis de la varianza de tres factores aplicado a la tasa de capturas por línea de red (capturas por 100 hs de red, n=4, bloques), factor A=muestreos (diciembre, febrero y marzo), factor B=bosques (primario y secundario). La variable fue transformada como $y' = \log(y+1)$ para ajustarla a los supuestos de este análisis estadístico. gl: grados de libertad, CM: cuadrados medios (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, ns: no significativo). Las comparaciones de medias fueron realizadas con el test de Tukey con nivel de confianza de 95%.

Variable Log[(Tasa de Captura de zorzales)+1]

Fuente de variación	gl	CM	estadístico F	Tukey _{0.05}
Muestreos	2	4.945	33.477 ***	feb > dic, abr
Bosques	1	0.034	0.228 ns	
Líneas	3	0.183	1.236 ns	
Interacción MxB	2	1.443	9.770 **	
Error	15	0.148		
Total	23			

TABLA V.2. Continuación.

Variable Log[(Tasa de Captura de fíos)+1]					
Fuente de variación	gl	CM	estadístico F	Tukey _{0.05}	
Muestreos	2	0.512	3.645	ns	
Bosques	1	2.886	20.543	***	sec > prim
Líneas	3	0.243	1.727	ns	
Interacción MxB	2	0.120	0.855	ns	
Error	15	0.141			
Total	23				

Variable Log[(Tasa de Captura de no frugívoros)+1]					
Fuente de variación	gl	CM	estadístico F	Tukey _{0.05}	
Muestreos	2	1.792	12.910	**	dic > feb, abr
Bosques	1	0.313	2.259	ns	
Líneas	3	0.334	2.410	ns	
Interacción MxB	2	0.146	1.049	ns	
Error	15	0.139			
Total	23				

TABLA V.3. Análisis de la proporción de frutos y números de semillas en la dieta de aves frugívoras. Se indica media y desviación estándar. Prueba de Kruskal-Wallis (con comparaciones múltiples no paramétricas, Zar 1984, para dos muestras el resultado es equivalente a la prueba de Mann-Whitney).

ENTRE AVES	<u>T. amaurochalinus</u>	Gro. <u>Elaenia</u>	KW	p
	n=256	n=83		
Proporción de semillas	0.47±0.41	0.52±0.45	0.995	ns
Número de semillas	6.3 ±8.4	5.0 ±5.9	0.406	ns
Nro.Sem. <u>A. praecox</u>	4.3 ±6.2	1.0 ±1.9	25.397	*** t>e
Nro.Sem. <u>Celtis pallida</u>	0.2 ±0.8	0.4 ±1.1	3.242	ns
Nro.Sem. <u>Schinus polygamus</u>	1.5 ±5.5	3.1 ±5.2	22.101	*** t<e
Nro.Sem. <u>Rivina humilis</u>	0.1 ±0.6	0.1 ±1.2	0.023	ns
Otras semillas ^a	0.3 ±3.0	0.5 ±2.4	2.706	ns

ENTRE BOSQUES	BP	BS	KW	p
	n=118	n=221		
Proporción de semillas	0.41±0.43	0.52±0.42	5.474	* p<s
Número de semillas	3.6 ±6.1	7.2 ±8.4	16.396	*** p<s
Nro.Sem. <u>A. praecox</u>	2.0 ±3.1	4.2 ±6.5	6.799	** p<s
Nro.Sem. <u>Celtis pallida</u>	0.3 ±1.1	0.2 ±0.8	0.847	ns
Nro.Sem. <u>Schinus polygamus</u>	0.5 ±2.7	2.6 ±6.3	25.509	*** p<s
Nro.Sem. <u>Rivina humilis</u>	0.0 ±0.2	0.1 ±1.0	0.344	ns
Otras semillas ^a	0.8 ±4.8	0.05±0.4	3.414	ns

TABLA V.3. Continuación.

ENTRE MESES	DICIEMBRE n=82	FEBRERO n=180	ABRIL n=77	KW	p
Proporción de semillas	0.02±0.44	0.65±0.35	0.58±0.44	127.4	*** d<a,f
Número de semillas	0.4 ±2.2	7.3 ±6.8	9.0 ±10.8	122.9	*** d<a,f
Nro.Sem. <u>A. praecox</u>	0.0 ±0.3	6.0 ±6.2	1.2 ±4.2	168.3	*** d,a<f
Nro.Sem. <u>Celtis pallida</u>	0.0 ±0.0	0.5 ±1.1	0.1 ±0.5	27.7	*** d,a<f
Nro.Sem. <u>S. polygamus</u>	0.0 ±0.0	0.6 ±2.8	6.7 ±9.0	114.1	*** d,f<a
Nro.Sem. <u>Rivina humilis</u>	0.0 ±0.0	0.0 ±0.0	0.4 ±1.6	31.4	*** ns
Otras semillas ^a	0.3 ±2.2	0.1 ±0.9	0.7 ±5.4	0.868	ns

^a Otras semillas: en gran parte semillas de Capsicum chacoensis, una sola muestra de zorzal con Capparis atamisquea, y otras con semillas de cactácea desconocida.

TABLA V.4. Tasa de captura de frugívoros (n=4, 4 líneas de red) y variables de la oferta de frutos (parcelas de 3x25 m, BP n=20, BS n=20) entre bosques. Se indica media y desviación estándar. M-W: prueba de Mann-Whitney de dos colas (* p<0.05, ** p<0.01, *** p<0.001, ns: no significativo). HR: horas de red.

	BP	BS	M-W	
			z	p
DISPERSORES				
Frugívoros/100 HR	14.22± 7.38	32.99± 4.97	1.01	ns
Zorzales/100 HR	12.67± 7.18	30.02± 5.10	2.16	* bp<bs
Fíos/100 HR	1.55± 0.79	2.81± 0.80	1.50	ns
No frugívoros/100 HR	12.12± 2.86	13.71± 6.00	0.14	ns
PLANTAS CON FRUTOS CARNOSOS				
Frutos/m ²	9.59±23.26	6.91±16.58	-1.77	ns
Frutos de tala/m ²	2.23± 2.15	0.42± 0.40	-2.75	** bp>bs
Frutos de tala blanca/m ²	7.36±23.36	6.49±16.30	0.57	ns
Número de plantas de tala				
por parcela	21.05± 8.87	24.15± 7.38	1.22	ns
Número de plantas de tala blanca				
por parcela	2.85± 3.20	10.35± 6.12	4.19	*** bp<bs
Número de plantas con frutos				
de tala por parcela	8.75±5,65	5.95± 3.83	-1.51	ns
Número de plantas con frutos				
de tala blanca por parcela	0.60± 1.27	0.75±1.62	0.54	ns

TABLA V.4. Continuación.

	BP	BS	M-W	
			z	p
Proporción de plantas de tala con frutos	0.39± 0.18	0.24± 0.15	-2.56	** bp>bs
Proporción de plantas de tala blanca con frutos	0.11± 0.25	0.06± 0.09	0.12	ns
Cosecha media de tala	19.10±32.92	5.27± 7.52	-5.76	*** bp>bs
	n=175	n=119		
Cosecha media de tala blanca	922±2091	648±1205	-0.46	ns
	n=12	n=15		
Proporción de frutos de tala al total de frutos	0.84± 0.34	0.76± 0.40	0.63	ns
Proporción de frutos de tala blanca al total de frutos	0.16± 0.34	0.24± 0.40	1.00	ns

TABLA V.5. Relación varianza/media para las variables de la oferta de frutos entre bosques asociadas a una medida de espacial (m², parcela, planta). Parcelas de 3x25 m, BP n=20, BS n=20.

	BP	BS	Disposición espacial
Frutos de tala/m ²	2	0.4	
Frutos de tala blanca/m ²	74	41	agrupada
Número de plantas de tala por parcela	4	2	
Número de plantas de tala blanca por parcela	4	4	
Número de plantas con frutos de tala por parcela	4	2.4	
Número de plantas con frutos de tala blanca por parcela	3	3	

TABLA V.6. Composición de la dieta para cada especie en situación de ofertas superpuestas (media \pm desviación estándar). Análisis estadístico mediante prueba de Mann-Whitney.

BOSQUE PRIMARIO				
	<u>T. amaurochalinus</u>	<u>Elaenia spp.</u>	z	P
	n=59	n=5		
Proporción de semillas	0.63 \pm 0.38	0.76 \pm 0.14	0	ns
Número de semillas	4.5 \pm 3.5	5.6 \pm 3.8	-0.617	ns
Nro.Sem. <u>A. praecox</u>	3.9 \pm 3.4	1.0 \pm 1.4	1.984 *	t>e
Nro.Sem. <u>C. pallida</u>	0.5 \pm 1.3	2.4 \pm 1.8	-3.271 **	t<e
Nro.Sem. <u>S.polygamus</u>	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0		
Nro.Sem <u>C. chacoensis</u>	0.08 \pm 0.65	2.2 \pm 3.9	-3.824 ***	t<e
BOSQUE SECUNDARIO				
	<u>T. amaurochalinus</u>	<u>Elaenia spp.</u>	z	P
	n=100	n=16		
Proporción de semillas	0.63 \pm 0.35	0.75 \pm 0.26	-1.081	ns
Número de semillas	9.3 \pm 7.9	5.0 \pm 3.4	1.837	ns
Nro.Sem. <u>A. praecox</u>	8.1 \pm 7.2	2.4 \pm 1.4	3.116 **	t>e
Nro.Sem. <u>C. pallida</u>	0.2 \pm 0.7	1.4 \pm 1.7	-4.083 ***	t<e
Nro.Sem. <u>S.polygamus</u>	1.0 \pm 3.7	0.8 \pm 1.5	-1.745	ns
Nro.Sem. <u>C.chacoensis</u>	0.04 \pm 0.2	0.44 \pm 1.5	-1.450	ns

NIVELES DE SELECCION	DESCRIPCION Y EJEMPLOS	CLAVES DE DISCRIMINACION
SELECCIÓN ENTRE AMBIENTES	Selección de habitat (pastizales, bosques, bosque cerrado, riberas, desmontes).	FRUTOS y/o OTROS RECURSOS y/o INTERACCIONES (insectos, sitios para anidar abundancia de predadores, etc.)
	"Tracking" (pisos altitudinales, bosques primarios y secundarios).	OFERTA GLOBAL DE FRUTOS
SELECCIÓN ENTRE PARCHES	Microhabitats claros, ecotonos, riberas).	OFERTA GLOBAL O ESPECIFICA DE FRUTOS ↓ ATRIBUTOS DE LAS PLANTAS (ej. tamaño de la cosecha)
	Grupos de plantas.	
	Plantas individuales.	
SELECCIÓN DENTRO DEL PARCHÉ	Hipótesis competitiva: (+)vecinos (-)remoción.	ATRIBUTOS DE LAS PLANTAS ↓ ATRIBUTOS DE LOS FRUTOS (ej. tamaño del fruto o cantidad de pulpa)
	Hipótesis de refuerzo: (+)vecinos (+)remoción.	
SELECCIÓN ENTRE FRUTOS DE UNA PLANTA.		ATRIBUTOS DE LOS FRUTOS
SELECCIÓN EN EL PICO.		ATRIBUTOS DE LOS FRUTOS (ej.: frutos infestados)

FIGURA V.1. Niveles hipotéticos de decisión en aves frugívoras y claves discriminación.

MODO DE OBTENCION DE LOS FRUTOS

AVES PERCHEADORAS

AVES VOLADORAS

Ortalis canicollis - Turdus amaurochalinus - Gro. Elaenia

MORFOLOGIA

↓	↓
Patatas musculosas	Patatas no tan fuertes
Picos comprimidos	Picos deprimidos
Mayor carga alar	Menor carga alar

COMPORTAMIENTO SOCIAL Y TERRITORIOS

↓	↓
En bandadas	Solitarias
Mayor área de acción	Menor área de acción

CONSECUENCIAS SOBRE LAS VISITAS DE ALIMENTACION

↓	↓
Gran numero de frutos consumidos por visita	Pocos frutos por visita

CONSECUENCIAS SOBRE EL TIPO DE FRUTOS UTILIZADOS

↓	↓
Solo ofertas agrupada	Ofertas varias
Frutos grandes o pequeños y abundantes	Frutos no mayores que la comisura

CONSECUENCIAS SOBRE EL PATRON DE DEPOSICION DE SEMILLAS

↓	↓
Deyecciones con numerosas semillas	Deyecciones con pocas a numerosas semillas
Deyecciones agrupadas en torno a la planta madre	

FIGURA V.2. Presentación esquemática de los síndromes observados en aves frugívoras en Copo y las predicciones sobre el tipo de frutos a consumir y el patrón de deposición de semillas.

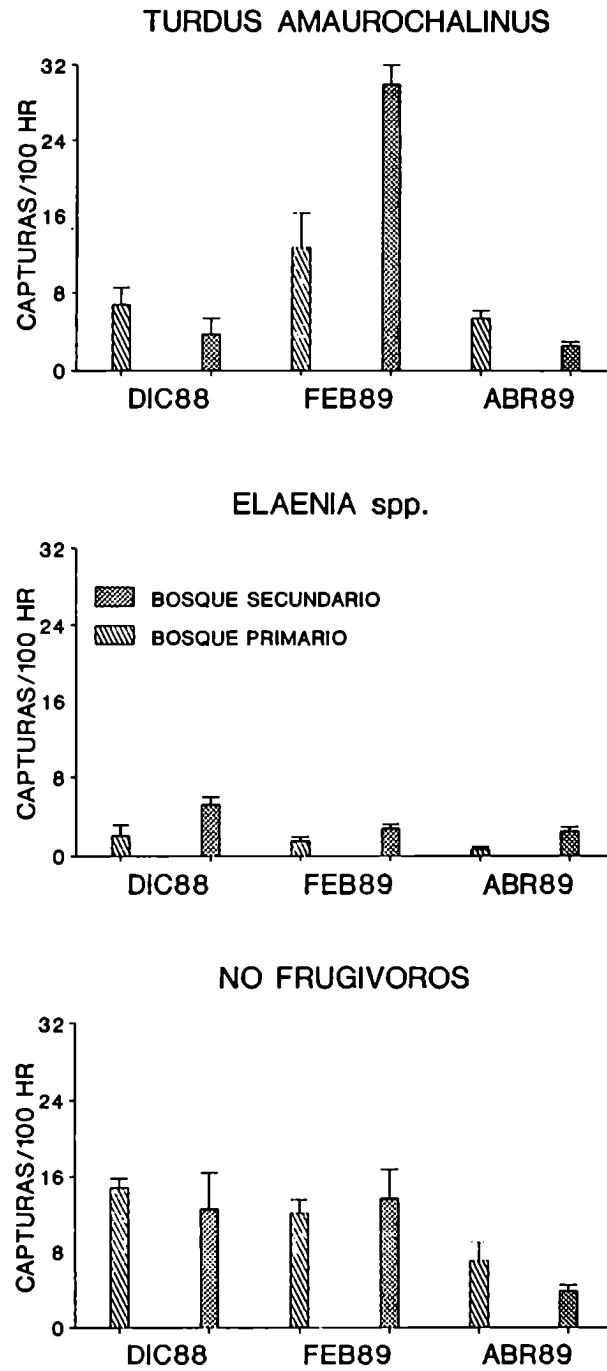


FIGURA V.3. Tasa de captura de aves frugívoras y no frugívoras por bosque y por mes, media de las capturas en las cuatro líneas de red más un error estándar. (ANOVA en la tabla V.2).

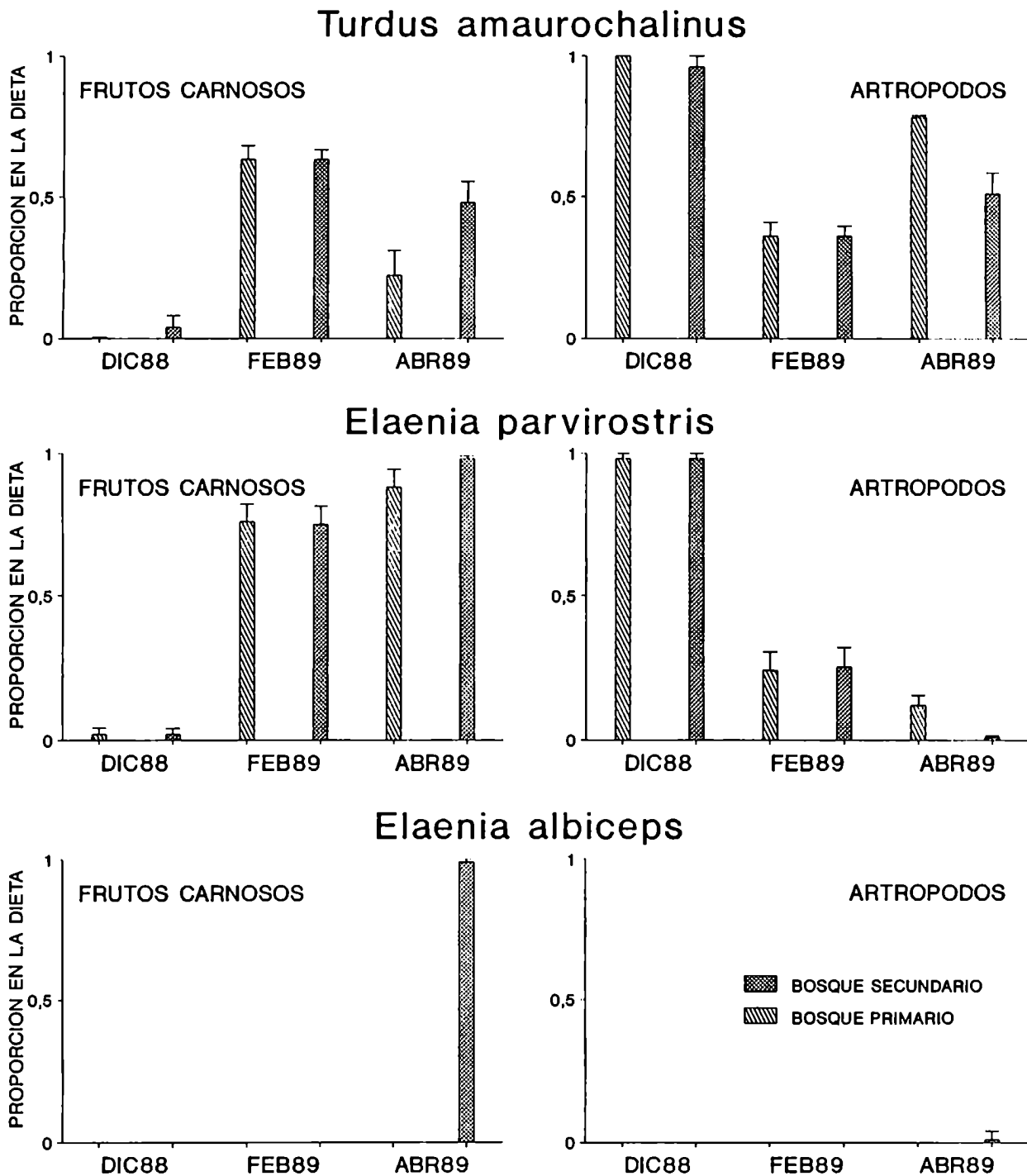


FIGURA V.4. Composición de la dieta de las aves frugívoras por mes y bosque (1988-1989). Los componentes de la dieta se expresan como media y error estándar de la proporción estimada a partir de una grilla. En abril 1989 los zorzales se alimentaron en gran parte de las orugas de Z. mistol.

T. amaurochalinus n=256, E. parvirostris n=75, E. albiceps n=8.

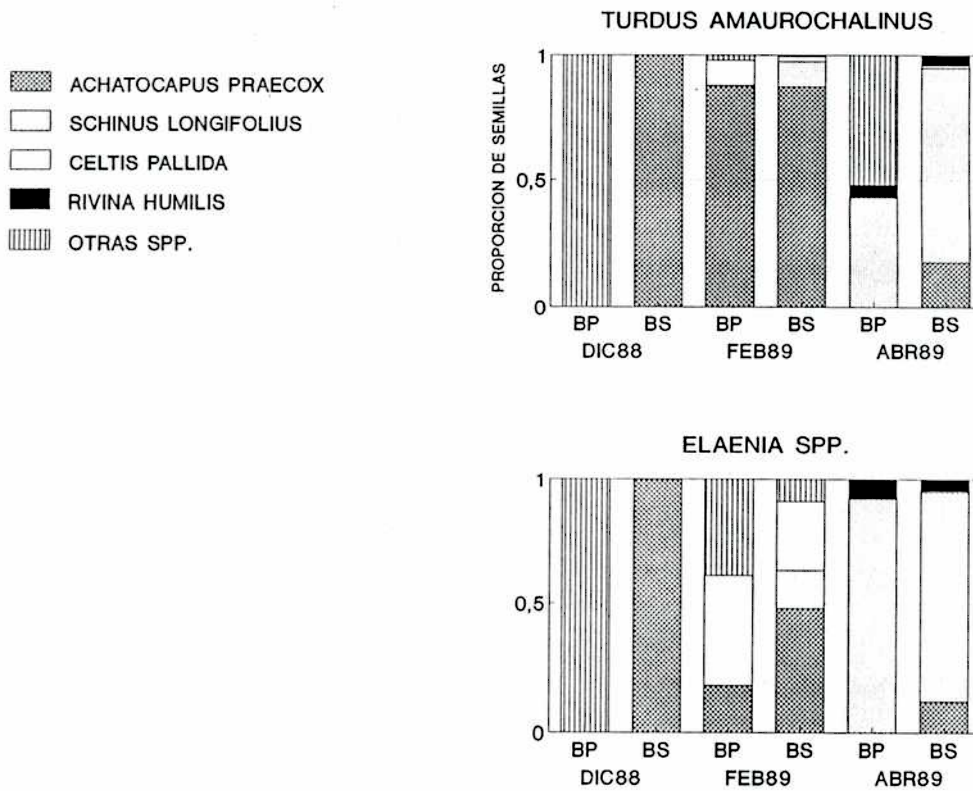
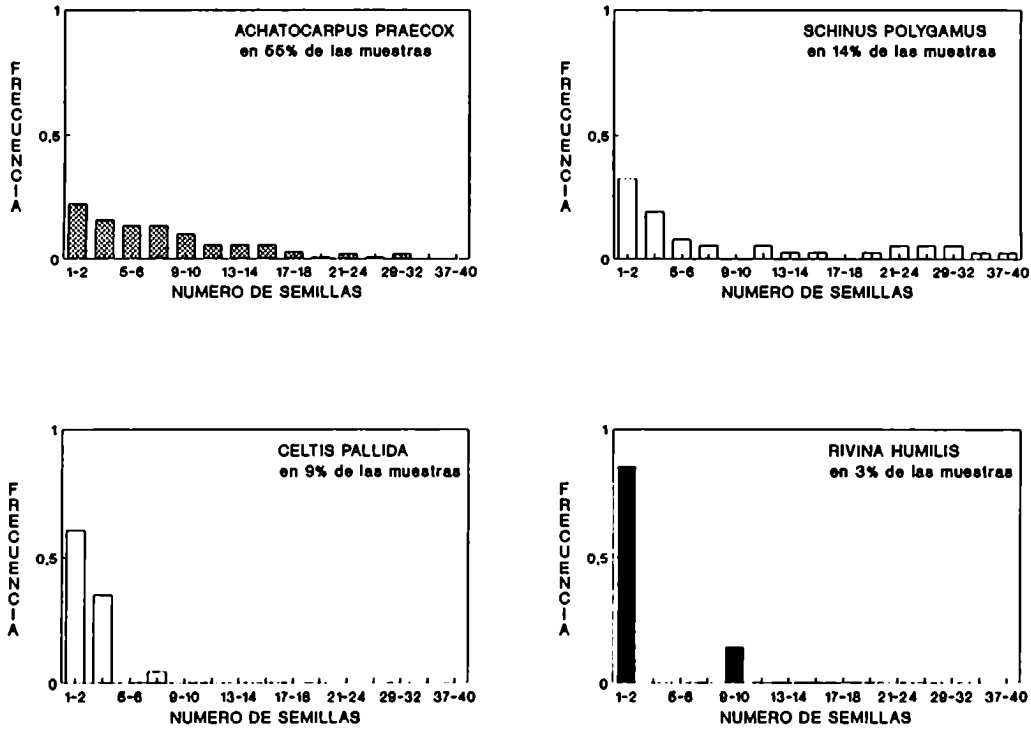


FIGURA V.5. Consumo de frutos por especie de planta en cada bosque (1988-1989), expresado como proporción media de semillas presentes en lavados estomacales. Tamaños de muestra son similares a los de la figura V.4.. Otras especies: en gran parte semillas de C. chacoensis, y escasas semillas de Capparis atamisquea, y una cactácea desconocida.

Turdus amaurochalinus



Elaenia parvirostris y *E. albiceps*

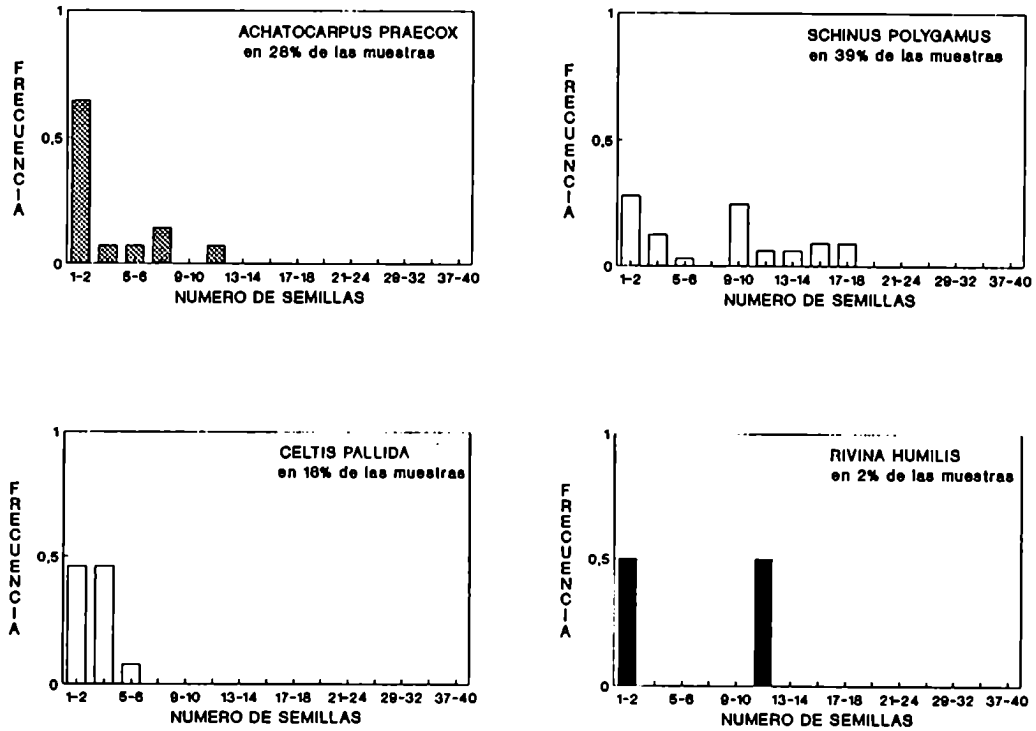


FIGURA V.6. Distribuciones de frecuencias del número de semillas presentes en los contenidos de las aves frugívoras discriminado solo por especie de planta y de ave.

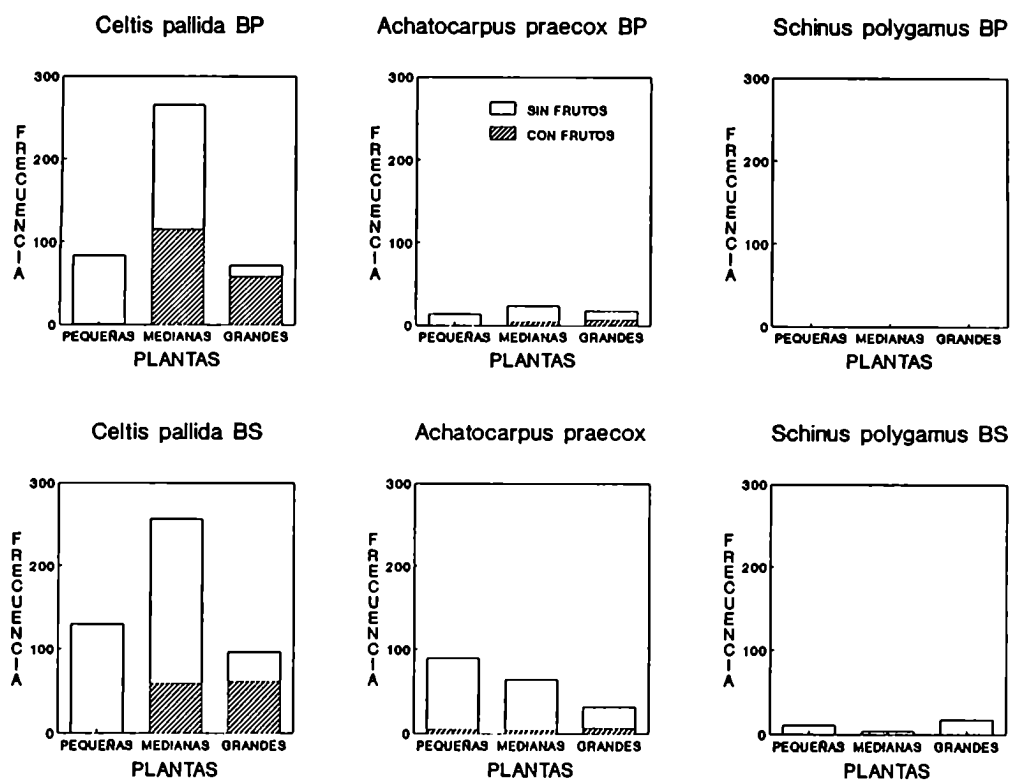


Figura. V.7. Frecuencia de plantas con o sin frutos, por especie y por clases de tamaño, para bosques primario y bosque secundario en febrero de 1989 (20 parcelas de 3x25m al azar en cada bosque). Tanto para *A. praecox* como para *C. pallida* las tres variables son dependientes (Chi cuadrado 54 y 255 respectivamente, $p < 0.001$) y también cada variable con respecto a las otras dos ($p < 0.01$) (Everitt 1992)).

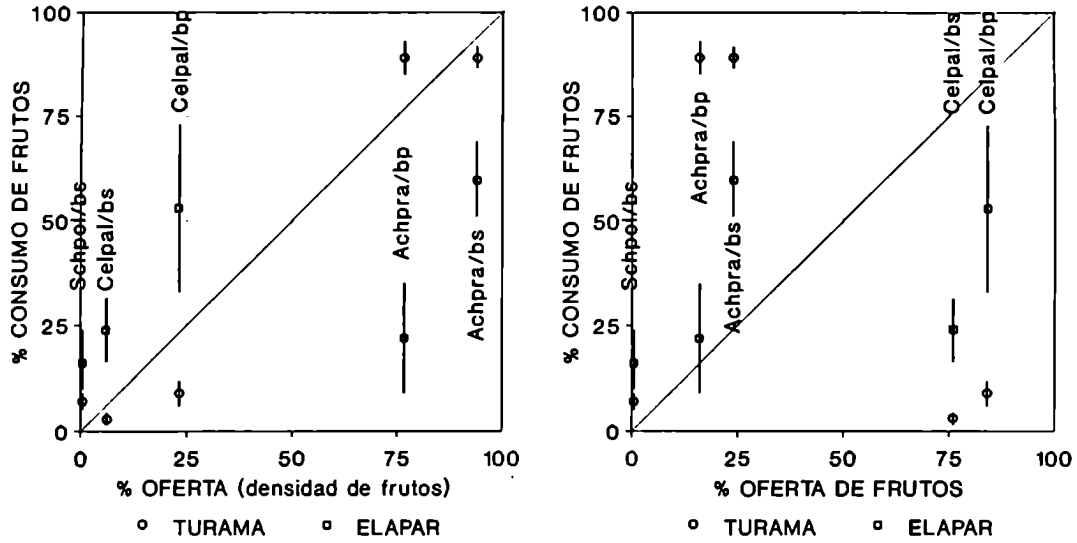


Figura V.8. Análisis gráfico de preferencias por bosque y especies de planta y dispersor. Oferta de frutos (densidad de frutos expresada como proporción) y consumo de frutos por zorzales y fíos (proporción media del número de semillas \pm error estándar).

CAPITULO VI:

PATRONES DE LA INTERACCION ENTRE MICROHABITATS:

INTERIOR DE BOSQUE, CLAROS

Y ECOTONOS BOSQUE-PASTIZAL.

Pájaro que comió...voló.

RESUMEN:

- 1) Se analizó la Hipótesis sobre las concentración de frutos y frugívoros en claros y ecotonos. La oferta de algunas especies podría concentrarse espacialmente en ciertos microhabitats, las aves frugívoras responderían con más visitas a esos sitios y mayor consumo de frutos.
- 2) La abundancia de frutos y la captura de aves frugívoras se asociaron positivamente.
- 3) Los sitios de sotobosque fueron consistentemente pobres en frutos y frugívoros en comparación con claros y ecotonos bosque-pastizal.
- 4) Las aves capturadas en los distintos microhabitats no mostraron diferencias en la dieta. El uso de frutos fue consistente también con la hipótesis sobre la preferencia por ofertas amanchonadas en aves percheadoras.
- 5) Ecotonos y claros podrían representar sitios claves en este mutualismo y en particular para la regeneración de la algunas de las especies de plantas con frutos nutritivos.

La variación espacial en la abundancia de recursos es una influencia importante en la abundancia y distribución de las aves (Wiens 1989, Blake and Loiselle 1991). Por ejemplo, varios estudios en selvas tropicales han demostrado diferencias entre los ensambles de aves de claros y de bosque íntacto (Schemske and Brokaw 1981, Martin and Karr 1986, Levey 1988a y 1988b). Estos resultados sugieren que las aves son atraídas por la concentración de recursos. La alta disponibilidad de frutos puede atraer más frugívoros incrementando en consecuencia el número de frutos removidos o la tasa de remoción (Thompson and Willson 1978, Moore and Willson 1982, Martin 1985b, Blake and Hoppes 1986, Martin and Karr 1986 a y b, Levey 1988b).

La mayor abundancia de frutos en un microhabitat y la selección de este por parte de los frugívoros puede hacer más predecible espacialmente la interacción. La probabilidad de remoción podría incrementarse en cierto tipo de microhabitat y el patrón de deposición de semillas sería menos azaroso (Levey 1988b), aunque este patrón puede ser muy diferente o no relacionado a la remoción de semillas (Murray 1988). En particular especies de plantas cuyos adultos se asocian a un habitat particular podrían beneficiarse si la interacción fuera más intensa espacialmente. Sin embargo las capturas de frugívoros no siempre se asocian significativamente con la oferta en un sitio dado (Martin and Karr 1986b, Levey 1988b, Blake and Loiselle 1991). Otros factores no sujetos a selección y de alta variabilidad espacial podrían influenciar el forrajeo: a) la disponibilidad de frutos en áreas vecinas (Denslow et al. 1986, Sargent 1990, Thébaud y Debussche 1992), b) la accesibilidad de

los microhabitats o de sus ofertas, c) la visibilidad de los frutos (Thompson y Willson 1978), d) variables microclimáticas (Karr and Brawn 1990), e) riesgo de predación durante la alimentación, (Howe 1979, Foster 1990) , f) interacciones entre las aves (por ejemplo, la competencia), g) otros recursos que pueden variar en forma independiente (por ejemplo: insectos). Estos factores podrían explicar la ausencia de ajuste coevolutivo descrito en la literatura (Wheelwright and Orians 1982, Herrera 1985, 1986).

Este capítulo analiza las relaciones entre la disponibilidad de frutos, visitas de los frugívoros y consumo de frutos en tres microhabitats en el bosque primario de la Reserva. Los microhabitats estudiados incluyeron bosque intacto, borde del bosque en contacto con pastizales naturales y claros dentro del bosque intacto. Las preguntas a responder son:

- a) ¿Hay correspondencia entre visitas de aves frugívoras y oferta de frutos?.
- b) Algún microhabitat posee ofertas y visitas consistentemente altas?
- b) ¿De que modo se relacionan la abundancia de la oferta con la importancia de los frutos en la dieta?.

AREA DE ESTUDIO

El área de estudio se encontró dentro del sector con bosques primarios de la Reserva (BP). Las extensiones de bosque espinoso ("monte") son interrumpidas por franjas de pastizal natural ("aibal") de varios cientos de metros de ancho, ubicadas sobre

suelo arenoso de paleocauces. Entre el bosque y el pastizal natural se distingue una zona de ecotono con aspecto de bosque poco denso (Lopez de Casenave et al. 1995). Dentro del interior del bosque aparecen claros de 2 a 20 metros de diámetro, que cubre aproximadamente 10 a 15% de la superficie del bosque (Protomastro com. pers.). Estos claros no están asociados a caídas de árboles ni a deslizamientos sino que se estima que son provocados y mantenidos por la actividad de hormigas cortadoras de hojas (Acromyrmex striatus, Attini) (Protomastro y Farji Brener com.pers.). Los claros carecen de árboles y arbustos grandes, predominando el suelo desnudo y pocas plantas leñosas de escaso desarrollo. Se observan Bromeliáceas terrestres y Cactáceas. La cobertura de gramíneas es baja y a veces parte del suelo cubierto está cubierto de Selaginella sellowii, que reverdece en la estación húmeda. La persistencia de los claros es considerable, varios de estos han sido observados en estado similar durante seis años (Caziani y Protomastro, obs. campo). Los claros originados por caída de árboles son muy raros, predominando la senescencia gradual en pie. Los ambientes de borde se caracterizan por una densa cobertura de ramas hasta los 2 m de altura y baja cobertura de árboles mientras que el interior del bosque muestra menor cobertura de arbustos y un estrato arbóreo más desarrollado (Lopez de Casenave et al. 1995).

METODOS

Se realizaron dos muestreos bajo distintas situaciones de oferta. El primer muestreo se desarrolló entre del 16 al 27 de diciembre de 1990. El segundo muestreo se realizó del 27 de

febrero al 18 marzo de 1991. La zona de estudio comprendió aproximadamente 20 ha de bosque primario dentro de la Reserva con uno de sus bordes en contacto con pastizales naturales. El área incluyó parte de una picada de prospección petrolífera, abierta varios meses antes del trabajo. Esto facilitó el acceso al interior del bosque. Ocho sitios fueron ubicados al azar sobre el ecotono entre bosque y pastizal natural (de ahora en más ECOTONO). A ambos lados de 1,5 km de la picada petrolífera se ubicaron al azar 8 sitios de interior de bosque (de ahora en más INTERIOR) entre 10 y 60 m dentro del bosque perpendiculares a la picada. En la misma zona de elección de sitios de INTERIOR se eligieron 8 claros (de ahora en más CLAROS) de acuerdo a los siguientes criterios: a) 14 a 20 m de diámetro, que permitía ubicar convenientemente dos redes de niebla de 5.5 metros de longitud, b) presencia de arbustos de tala blanca (Achatocarpus praecox), especie abundante en la mayoría de los claros. Esta leñosa dioica posee frutos carnosos dispersados por aves pero no aún en floración en el momento de seleccionar los sitios. Los sitios fueron preparados para la colocación de redes en octubre de 1990 para evitar interferir con los muestreos. La distancia extrema aproximada entre sitios fue de 1 km para claros e interior y de 400 m para ecotono. En cada sitio se colocaron dos redes de niebla de 2 m por 5.5 m (una de 30 mm de malla y otra de 36 mm). Siempre que fue posible se colocaron paralelas y distanciadas 6 a 8 m, evitando en lo posible cortar vegetación para colocarlas. Las redes de niebla se utilizaron simultáneamente en los 24 sitios 10 días en diciembre de 1990, y 14 días en febrero-marzo de 1991. Las aves capturadas fueron determinadas, pesadas, anilladas. Se registró la ubicación, tipo

de red, banda y hora de la captura. Se utilizaron redes más cortas que en el resto del trabajo de tesis para poder ubicarlas en los claros. A consecuencia de esto las capturas por 100 hs de red de este capítulo son comparables a las de los capítulos anteriores si se corrige la diferencia en longitud. En el caso de aves frugívoras se lavó el contenido del tubo digestivo (Moody 1970) y se colectaron las deyecciones frescas al pie de la red y en las bolsas. Estas muestras se conservaron en alcohol 70°. Las dos especies de fíos son analizadas en conjunto, dada su alta similitud morfológica y de alimentación, y porque los ejemplares de E. albiceps fueron escasos.

La oferta de frutos fue estimada mediante parcelas. En INTERIOR y ECOTONO se utilizaron parcelas de 18 x 18 m (324 m²). En CLAROS, el tamaño de la parcela varió de acuerdo al tamaño del claro, aunque la mediana del tamaño fue 324 m². En cada parcela se contó el número de plantas con frutos maduros y el número de frutos maduros de cada planta. Si el número de frutos era muy elevado se contaban algunas ramas y se estimaba el resto contando volúmenes de frutos equivalentes. Se calculó la densidad de frutos (frutos maduros/m²), la proporción de plantas con frutos (plantas con frutos maduros/total de plantas potencialmente fructificantes), y la cosecha media por parcela (media de frutos por planta para plantas con oferta de frutos maduros mayor que cero). Todas las medidas de abundancia de frutos estuvieron altamente correlacionadas, por lo tanto se restringe la discusión a la densidad de frutos maduros (frutos maduros/m²) por considerarse una medida adecuada de la disponibilidad de frutos para las aves frugívoras (Blake et al. 1990). La oferta se midió

una vez en ambos muestreos sin embargo se considera representativa del período de muestreo con redes ya que estos no excedieron 15 días y la extensión de los períodos de fructificación es de dos meses o tres.

Para la comparación entre microhabitats se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis con comparaciones múltiples (comparaciones múltiples no paramétricas tipo Tukey, Zar 1984). Las correlaciones entre oferta y uso se analizaron con la correlación por rangos de Spearman (Zar 1984). La dieta de las aves frugívoras se analizó mediante la prueba de Mann-Whitney de dos colas.

RESULTADOS

Fueron capturadas 568 aves en 5330 hs de red (equivalen a 2094 hs de redes estándar), 204 de ellas frugívoras dispersoras (Tabla VI.1). En diciembre los únicos frutos disponibles fueron los de tala blanca (Achatocarpus praecox, Achatocarpaceae) con abundantes cosechas de drupas (Tabla VI.2). La densidad de frutos maduros, la proporción de plantas fructificando y el tamaño medio de la cosecha fueron significativamente más abundantes en CLAROS que en INTERIOR (Tabla VI.3). La tasa de captura de aves frugívoras también fue mayor en CLAROS, aunque esta tendencia a nivel de especie solo fue significativa para los Elaenias (Tabla VI.3). En consecuencia las aves frugívoras fueron más capturadas en CLAROS que en ECOTONO e INTERIOR. La distribución de las capturas de frugívoros y no frugívoros difirió entre microhabitats, encontrándose en CLAROS una mayor

proporción de frugívoros (46%) (Tabla VI.1).

Los zorzales y el fío pico corto (E. parvirostris) estaban en período de postura e incubación. En diciembre solo se capturó un ejemplar de E. albiceps. Esta especie no parece reproducirse en el área, en el segundo muestreo fue más capturada encontrándose probablemente de paso en su migración (Tabla VI.1).

En febrero las tres medidas de abundancia de frutos difirieron entre microhabitats (Tabla VI.3), y fueron mas altas en ECOTONO que en INTERIOR. Los frutos pertenecían en gran parte a tala (Celtis pallida) y molle (Schinus polygamus); los de atamisqui (Capparis atamisquea) y abriboca negro (Maytenus spinosa) fueron escasos (Tabla VI.3). El tala produjo solo decenas de frutos maduros por planta sin embargo numerosas plantas portaban frutos, y la densidad de frutos difirió entre microhabitats (Tabla VI.3). La densidad de frutos de S. polygamus no presentó diferencias entre microhabitats. Si bien las cosechas fueron muy grandes en todos los microhabitats solo se observaron 6 individuos con frutos (Tabla VI.1). Su área basal fue la mitad que la de C. pallida o A. praecox y el porte de los individuos mucho mayor (Tabla VI.1). Los frutos de abriboca negro y de atamisqui fueron escasos y solo presentes en ECOTONO, aunque esta diferencia es solo significativa para el abriboca negro ($p < 0.005$). Los frugívoros en total y los fíos no presentaron diferencias significativas entre microhabitats, pero si los zorzales, más capturados en ECOTONO que en CLAROS. Los frugívoros y no frugívoros presentaron una distribución homogénea entre microhabitats (Tabla VI.2). Muchos de las aves se

encontraban mudando o eran jóvenes del año.

Las tasas de captura de frugívoros se asoció positivamente con la densidad de frutos ($n=48$, $r=0.359$, $p<0.05$), y también si se consideran solo los CLAROS ($n=16$, $r=0.526$, $p<0.05$) (Fig. VI.1).

Al analizar los componentes de la dieta provenientes de 120 lavados, para cada mes y especie, no se encontraron diferencias entre microhabitats. Tampoco se encontró asociación entre la oferta de los microhabitats y la cantidad o proporción de semillas en las aves capturadas en ellos. Las especies no difirieron en la proporción de semillas y de insectos en diciembre (prueba de Mann-Whitney de dos colas, Fig. VI. 2). Tampoco se encontró diferencias entre el número de semillas por contenido al comparar entre especies (número medio de semillas \pm desviación estándar, zorzal 6.2 ± 8.0 $n=80$, fíos 3.6 ± 3.0 $n=40$) pero considerando el tamaño corporal, los fíos fueron, en proporción, más frugívoros que los zorzales (ver Tabla IV.4). Si se toma en consideración: a) que el 75% de la aves recapturadas pertenecían a distinto microhabitat que el de captura b) que la dieta observada no necesariamente refleja la oferta del último microhabitat visitado (o sea el de captura), es posible comparar la dieta entre especies (zorzales versus fíos) para cada mes, sin considerar el microhabitat de captura. Para el mes de diciembre la proporción de semillas e insectos en la dieta no difirió entre especies (prueba de Mann-Whitney, Fig. VI.2). El febrero los zorzales consumieron mayores proporciones de insectos y menos semillas de C. pallida que los fíos ($p<0.01$

y $p < 0.001$ respectivamente, Fig. VI.2). Al comparar el número de semillas movilizadas por zorzales o fíos (sin distinguir entre meses o especies de plantas) no se observaron diferencias significativas (Mann-Whitney, $p < 0.05$), sin embargo el número de semillas presentes en la dieta de los fíos es menos variable. Al considerar el tamaño corporal los fíos son, en proporción, mucho más frugívoros que los zorzales (media del peso corporal en $g \pm$ desviación standard, zorzales 53.9 ± 5.2 $n=120$, fío pico corto 13.5 ± 2.6 $n=53$, fío copete blanco 15.7 ± 0.9 $n=11$).

DISCUSION

Los sitios de CLAROS mostraron mayor abundancia de frutos y visitas de frugívoros como se observó en bosques tropicales (Denslow et. al. 1986, Levey 1988b) y templados (Blake y Hoppes 1986, Martin y Karr 1986a, Malmborg y Willson 1988). La selección de los CLAROS se basó en el tamaño y en la presencia de A. praecox. Sin embargo los sitios fueron seleccionados antes de la floración de esta especie, estando la oferta final de frutos afectada por el éxito en la producción de los mismos, además la densidad de frutos en esos sitios se encontró dentro del rango de las densidades presentes en el bosque. Los ocho sitios de CLAROS fueron seleccionados entre 15 claros visitados, mostrando la importancia del tipo de sitio seleccionado dentro de estos microhabitats.

Considero que la estimación de la oferta de frutos no fue adecuada para alguna de las especies, y esto a su vez pudo afectar la estimación de la abundancia total. En particular,

los frutos de S. polygamus son altamente variables en el espacio debido a que las plantas de S. polygamus son escasas y se presentan agrupadas y donde cada individuo produce miles de frutos. Para tener en cuenta estas variaciones sería necesario un número de muestras mucho mayor. Por ejemplo, no se encontraron molles fructificando en ECOTONO, sin embargo observamos un individuo con miles de frutos cercano a una de las parcelas. Sin embargo, en concordancia con esta descripción de abundancia de frutos, estimaciones de las coberturas de troncos y ramas de C. pallida, A. praecox y atamisqui fueron mayores en ecotonos que en interior de bosque, y no difirieron para S. polygamus y abriboca negro (Lopez de Casenave et. al. 1995).

En febrero los zorzales fueron más capturados en ECOTONO, pero frugívoros y no frugívoros en general muestran patrones de captura similares, con altas capturas en ECOTONOS. No es claro si la respuesta de los zorzales está asociada solo a la abundancia de frutos en ECOTONO, o si, de otro modo se asocia, por ejemplo, a una mayor abundancia de insectos. Podría esperarse respuesta de los fíos a la variación en abundancia de los frutos de C. pallida dada la alta proporción de este fruto en su dieta. Es posible que las escasas capturas de fíos en febrero no hayan permitido demostrar diferencias en la selección entre microhabitats, que el rango de las ofertas entre microhabitats no tuviera significación biológica para los frugívoros, o que otros factores afectaran el uso de los microhabitats (ver Introducción).

No se observaron diferencias en la dieta de cada especie

entre microhabitats, esto puede ser efecto del bajo número de muestras por ambiente. Sin embargo es razonable pensar que el contenido del tubo digestivo pudo reflejar la oferta de alguno o varios lugares visitados inmediatamente antes de la captura y no necesariamente la del lugar de captura, en el cual incluso podría aún no haberse alimentado. De 25 recapturas de frugívoros, 19 ocurrieron en microhabitats distintos al de captura.

Los zorzales son aves de tamaño medio que habitualmente se alimentan posados sobre las ramas y en grupos (particularmente en febrero los jóvenes se mueven en bandadas), de acuerdo a esto preferirían ofertas agrupadas (como A. praecox o S. polygamus) dado que el tiempo de manipuleo entre frutos de oferta ralas de frutos pequeños (por ejemplo: C. pallida) sería excesivo (Martin 1985a). En la figura 2 se observa que los zorzales utilizan en menor proporción que los fíos los frutos de C. pallida pero en forma similar los de ofertas agrupadas (Tabla VI.1) (A. praecox y S. polygamus). Por el contrario los fíos suelen tomar frutos al vuelo y cambiar de percha entre frutos y tomar solo 2 a 4 frutos por visita (Foster 1987). Probablemente aún ofertas con bajo número de frutos maduros como el tala (Tabla VI.1) le resulten adecuados. Estas diferencias son consistentes con los resultados reportados en los capítulos IV y V.

Sin duda son necesarios más estudios a campo para determinar en que medida es predecible espacialmente esta interacción y si existen microhabitats claves ("keystone microhabitats", Levey 1988b), en particular para especies asociadas a estos sitios (pro

ej. Murray 1988, Levey 1990, Ellison et al. 1993). Este es el primer estudio de la interacción frugívoro-planta en microhabitats de bosque subtropical seco, donde aparecen patrones similares con lo observado en otros bosques sugiriendo que existe respuesta de las aves frugívoras a los niveles del recurso frutos y, que tanto ECOTONO como CLAROS serían microhabitats donde se concentran frutos y frugívoros.

Tabla VI.1. Esfuerzo de muestreo en horas de red, captura de aves frugívoras y no frugívoras por mes y por sitio.

Variable	INTERIOR	CLAROS	ECOTONO	Total
DICIEMBRE				
Horas de red	767	758	754	2279
<u>Turdus amaurochalinus</u>	19	23	13	55
<u>Elaenia parvirostris</u>	10	27	8	45
<u>Elaenia albiceps</u>	0	1	0	1
FRUGIVOROS(a)	29	51	21	101
NO FRUGIVOROS	44	61	65	170
FEBRERO				
Horas de red	1009	1008	1035	3052
<u>Turdus amaurochalinus</u>	23	15	40	78
<u>Elaenia parvirostris</u>	4	2	8	14
<u>Elaenia albiceps</u>	5	5	1	11
FRUGIVOROS(b)	32	22	49	103
NO FRUGIVOROS	49	60	85	194

(a) y (b) Test de homogeneidad entre sitios para frugívoros y no frugívoros.

(a) Chi cuadrado = 9.54 $p < 0.01$.

(b) Chi cuadrado = 3.25 ns.

Tabla VI.2. Características de la plantas.

Especie	Hábito (altura)	Media de frutos maduros por planta ^a (n=plantas con frutos)	Tipo de fruto	Area basal en el bosque ^b
<u>Achatocarpus praecox</u>	Arbusto (1-2 m)	2051±2902 (78)	Drupa	1.03±1.04
<u>Celtis pallida</u>	Arbusto (1-2 m)	15±26 (347)	Drupa	1.19±0.52
<u>Schinus polygamus</u>	Arbusto (2-4 m)	7375±12408 (6)	Drupa	0.55±0.72
<u>Capparis atamisquea</u>	Arbusto (1-2 m)	15±12 (7)	Cápsula con dos semillas ariladas	0.25±0.36
<u>Maytenus spinosa</u>	Arbusto (1-2 m)	17±18 (4)	Cápsula con una semilla arilada	0.06±0.07

^a Considerando solo las plantas que portaban frutos.

^b Area basal de ramas y troncos en m² por ha, media ± desviación standar de 7 parcelas de 225 m² (Protomastro 1988).

Tabla VI.3. Capturas de frugívoros y oferta de frutos INTERIOR (n=8), CLAROS (n=8) y ECOTONOS (n=8) (media \pm desviación estándar). KW: test de dos colas de Kruskal-Wallis (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, ns: no significativo) con comparaciones múltiples no paramétricas tipo Tukey (Zar 1984). (MNH: horas de redes de niebla).

Variable	INTERIOR	CLAROS	ECOTONOS	KW	Comparaciones múltiples
DICIEMBRE					
Frugívoros/100MNH	3.76 \pm 1.43	6.72 \pm 2.33	2.79 \pm 2.22	11.55	** i<c e<c
Zorzales/100MNH	2.47 \pm 1.35	3.04 \pm 2.22	1.71 \pm 2.21	2.07	ns
Elaenias/100MNH	1.30 \pm 0.73	3.68 \pm 1.21	1.08 \pm 1.17	12.69	** i<c e<c
Frutos maduros/m ^{2a}	0.77 \pm 2.18	37.96 \pm 26.66	15.83 \pm 34.31	14.25	*** i<c
Proporción de plantas					
en fruto	3.13 \pm 8.84	46.88 \pm 17.24	23.58 \pm 20.47	13.83	*** i<c
Cosecha media	250 \pm 707	1958 \pm 1200	1119 \pm 1566	11.08	** i<c
Plantas de					
tala blanca/324m ²	1.38 \pm 1.30	12.50 \pm 5.07	12.13 \pm 8.15	15.67	*** i<e i<c
FEBRERO-MARZO					
Frugívoros/100MNH	3.08 \pm 1.46	2.19 \pm 1.58	4.83 \pm 2.55	5.16	ns
Zorzales/100MNH	2.22 \pm 0.84	1.49 \pm 1.49	3.95 \pm 2.22	6.05	* c<e
Elaenias/100MNH	0.87 \pm 1.04	0.70 \pm 0.79	0.88 \pm 0.87	0.29	ns
Frutos maduros/m ²	5.69 \pm 15.55	12.17 \pm 33.60	1.30 \pm 0.87	6.41	* i<e
Proporción de plantas					
en fruto	21.21 \pm 12.77	27.57 \pm 27.27	52.02 \pm 14.22	8.78	* i<e c<e
Cosecha media	89 \pm 239	202 \pm 543	17 \pm 7	6.08	* i<e
Frutos de tala/m ²	0.21 \pm 0.29	0.58 \pm 0.92	1.23 \pm 0.93	9.07	** i<e

Tabla VI.3. Continuación.

Variable	INTERIOR	CLAROS	ECOTONOS	KW Comparaciones múltiples
Frutos de Molle/m ²	5.48±15.51	11.59±32.73	0.00± 0.00	3.84 ns
Frutos de Abriboca/m ²	0.00± 0.00	0.00± 0.00	0.03± 0.05	6.54 * i<e
Fr. de Atamisqui/m ²	0.00± 0.00	0.00± 0.00	0.04± 0.08	4.17 ns

^a Solo la Tala blanca presentó frutos.

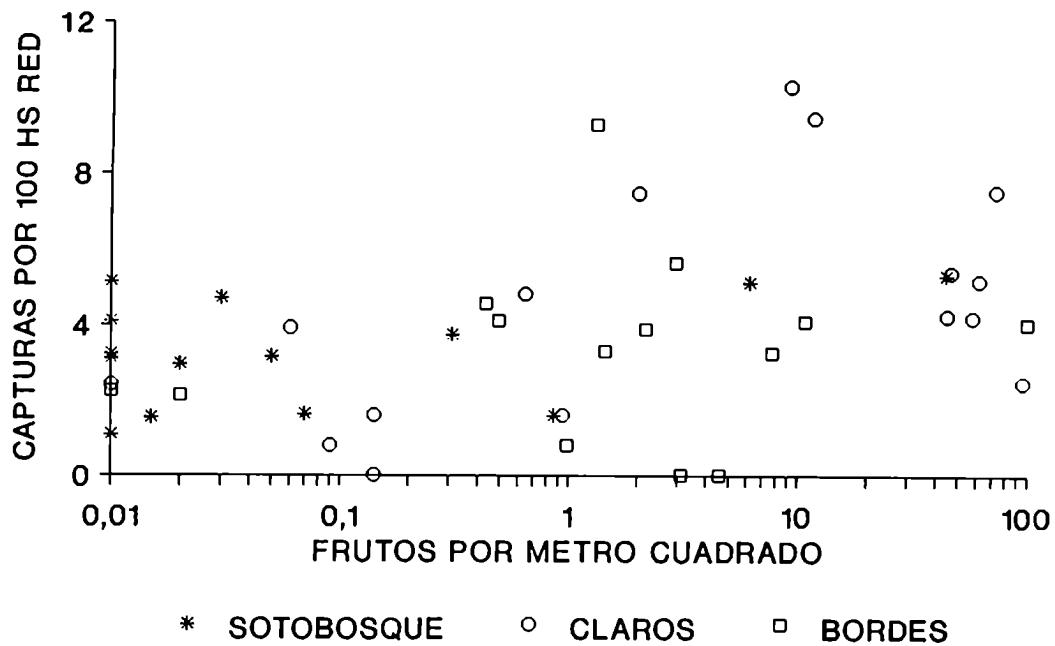


FIGURA VI.1. Oferta de frutos por metro cuadrado versus capturas de frugívoros cada 100 horas de redes. La escala logarítmica del eje x se utiliza solo para una mejor visualización del gráfico, y no interviene en la correlación de Spearman. $R_s=0.359$, $p<0.05$, $n=48$.

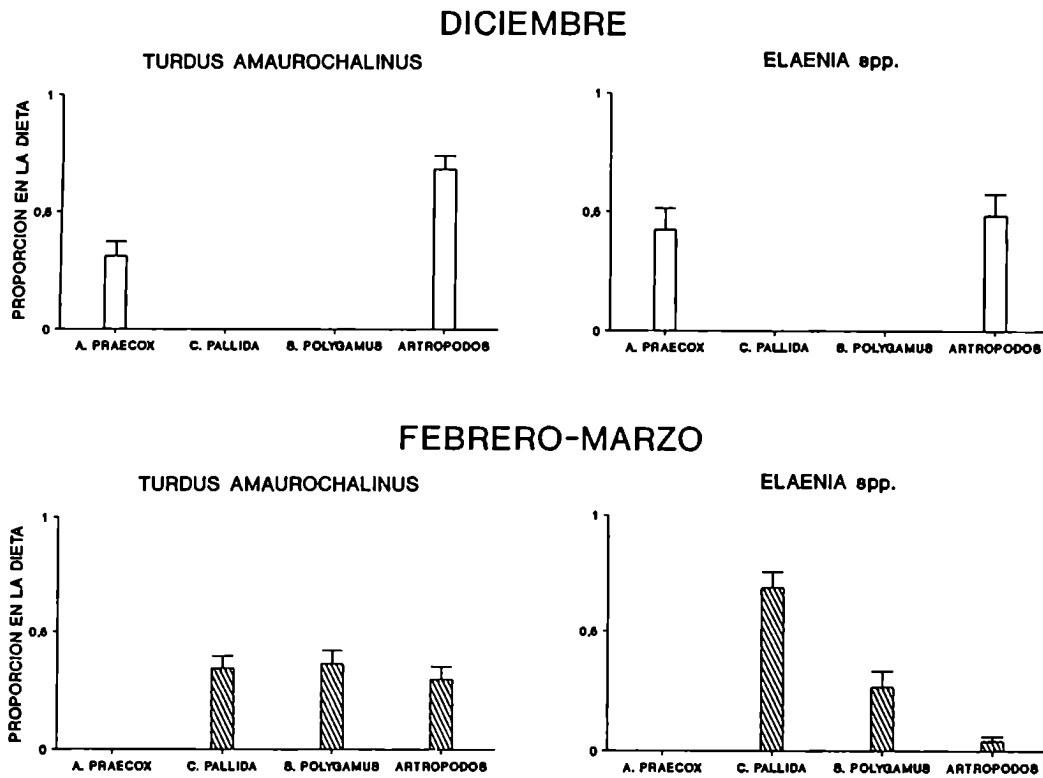


FIGURA VI.2. Composición de la dieta de zorzales y fíos, por mes sin discriminar por microhabitat de captura. Los componentes de la dieta se expresan como media y error estándar de la proporción estimada a partir de una grilla. Zorzales diciembre n=31, zorzales febrero n=49, fíos diciembre n=20, fíos febrero n=20.

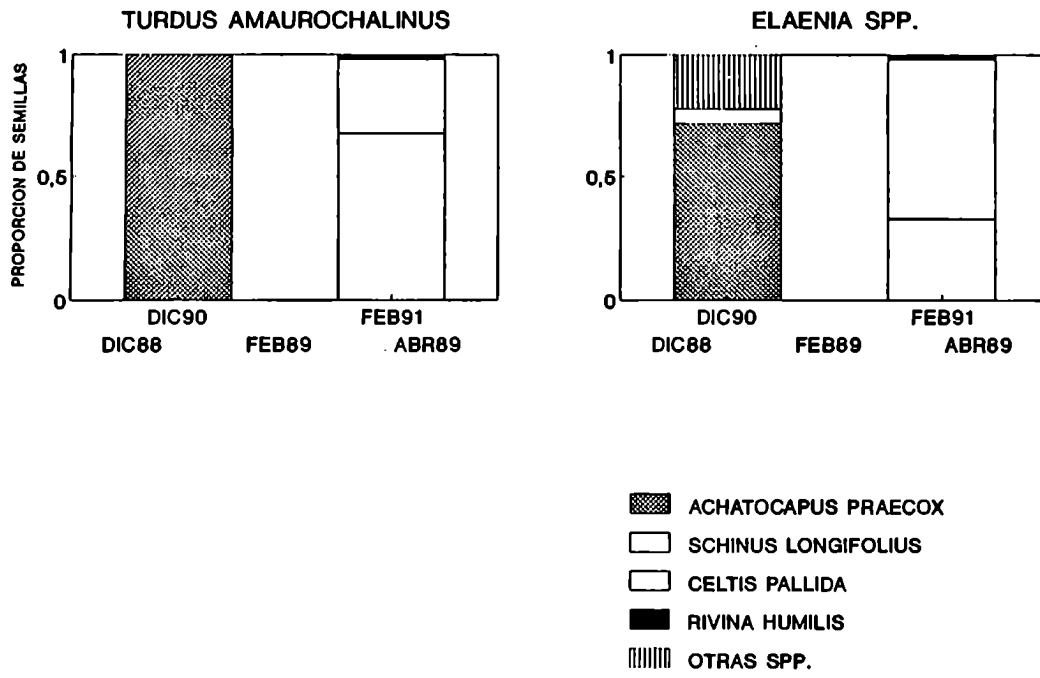


FIGURA VI.3. Proporción de semillas en la dieta para zorzales y fíos por mes.

CAPITULO VII:

CONCLUSIONES y DISCUSION GENERAL.

RESUMEN:

1) A pesar del caracter difuso de este mutualismo, en bosques estacionales y poco diversos en frutos carnosos y dispersores:
- las ofertas podrían ser más predecibles y fáciles de evaluar por los dispersores,

- el efecto de las ofertas vecinas sobre la selección de frutos en base a las características de un individuo planta sería menor, y de este modo las presiones selectivas podrían ser más claras y direccionales.

2) En caso del bosque seco estudiado se encontraron varios patrones consistentes:

a) asociación temporal entre frutos y frugívoros, y desplazamiento espaciales y de dieta asociados a la escasez de frutos

b) uso de frutos predecible por la morfología y modo de alimentación de los dispersores

c) Asociación espacial entre de frutos y frugívoros, los cuales predominaron en algunos microhabitats.

a) Solo algunas especies de plantas con frutos carnosos constituyeron ofertas abundantes o constantes entre años (Zyziphus mistol, Achatocarpus praecox, Celtis pallida y Schinus polygamus). La oferta de frutos se concentró temporalmente en la estación húmeda, y especialmente en el sotobosque.

b) Tres especies de aves dispersoras de semillas fueron las responsables de la mayor parte de la remoción de frutos carnosos: la charata (Ortalis canicollis) residente permanente en el bosque, el zorzal blanco (Turdus amaurochalinus) y el fío pico corto (Elaenia parvirostris) ambos con poblaciones residentes estivales en gran parte.

c) Las relaciones de abundancia presentan tendencias similares entre años, si se considera que el objetivo de los muestreos fue distinto (Figura VII.1, ver leyenda). Las poblaciones de aves dispersoras llegaron a constituir más del 50% de las capturas en el caso del bosque secundario en 1988-89. (probablemente por la captura de una gran masa de juveniles de zorzal en febrero) pero en general oscilaron entre 25 a 40% de los individuos en red.

d) Se observó asociación entre la visita y abundancia de la aves dispersoras y el pico de producción de frutos carnosos. Esta asociación no es un patrón tan general como puede parecer y sugiere la existencia de seguimiento de la oferta por parte de las aves y de algun modo la posible existencia de competencia entre los dispesores por los frutos.

e) Los patrones de uso de frutos por la aves fueron muy consistentes.

e.1) A mayor permanencia en el bosque la proporción de frutos en la dieta fue menor (Fig. VII.2). El número de semillas encontradas en los contenido fue muy elevado en el caso de la

charata (media \pm desviación estandar, 170 ± 260 semillas) y en promedio similares en el caso de las otras especies, pero el máximo observado en los zorzales fue más del doble que para los fíos (Fig. VII.3).

e.2) Entre los frutos consumidos predominaron siempre las ofertas abundantes, sugiriendo que ofertas escasas se verían muy desfavorecidas en su dispersión y que podría existir competencia entre plantas por atraer dispersores y asegurar la diseminación de sus semillas.

e.3) La dieta de aves frugívoras de mayor tamaño, percheadoras y gregarias incluyó fundamentalmente frutos dispuestos en grandes cosechas (muy agrupados espacialmente). Las aves que adquirirían frutos en vuelo (menos gregarias y de pequeño tamaño) consumieron una mayor variedad de frutos, tanto de cosechas ralas como agrupadas.

f) Los frugívoros, al menos en la situación estudiada, presentaron mayor abundancia en el bosque secundario y allí consumieron mayores cantidades de frutos carnosos. Esto se asoció a algunas tendencias similares en el área basal de plantas con frutos carnosos y en la abundancia de sus plántulas (Protomastro y Pelotto, en prep.) pero no es claro que la abundancia de los frutos carnosos siga el mismo patrón que la cobertura de troncos y ramas.

g) Los ecotonos del bosque con pastizales naturales y pequeños claros persistentes en el bosque, concentraron frutos y frugívoros, en comparación con sitios de sotobosque. La abundancia de frutos carnosos difirió entre estos sitios y el patrón varió según las especies. Para algunas de estas leñosas estos microhabitat podrían constituir sitios claves para su

regeneración, y en general, estos sitios serían importantes factores de heterogeneidad espacial en la interacción. Se propone que plantas asociadas a microhabitats determinados (ecotonos, claros, depresiones) podrían beneficiarse aún con la dispersión realizada por aves percheadoras, sociales y de gran tamaño, dado que aunque la deposición de semillas tenga lugar cerca de las plantas de origen, la presencia del adulto de la especie, indicaría un microhabitat apropiado para el establecimiento. La mayor depredación de semillas cerca de la planta madre (Janzen 1970) no es necesariamente un patrón excluyente (Howe 1989). Algunos de los patrones observados en ecotonos y claros probablemente encuentren situaciones de ocurrencia similar después del clareo que se produce con la extracción selectiva.

A pesar del carácter difuso de este mutualismo, en bosques estacionales y poco diversos en frutos carnosos y dispersores:

- las ofertas podrían ser más predecibles y fáciles de evaluar por los dispersores,
- el efecto de las ofertas vecinas sobre la selección de frutos en base a las características de un individuo planta sería menor, y de este modo las presiones selectivas podrían ser más claras y direccionales.

En caso del bosque seco estudiado se encontraron varios patrones consistentes:

a) asociación temporal entre frutos y frugívoros, y desplazamientos espaciales y de dieta asociados a la escasez de frutos

b) uso de frutos predecible por la morfología y modo de alimentación de los dispersores

c) Asociación espacial en la presencia de frutos y frugívoros

A lo largo del desarrollo de los capítulos numerosas preguntas sobre esta interacción en el Chaco seco han quedado sin contestar, las cuales podrían ser de interés para estudios futuros. Sin embargo tratando de analizar en un contexto amplio la importancia de lo desarrollado en la tesis, a pesar de sus falencias, quisiera destacar:

a) esta tesis puede representar una muestra de la posible relevancia para la teoría que puede ofrecer el estudio de bosques estacionales y poco diversos,

b) la importancia de investigar en ecosistemas bien conservados (ni empobrecidos ni invadidos), en particular cuando las preguntas conciernen a temas de ecología evolutiva

c) la falta de información dinámica (fenología, interacciones, regeneración, etc.) para muchos ambientes de nuestro país que resalta la necesidad de más trabajos en biología de campo (y biólogos de campo) que estudien aspectos funcionales de los sistemas.

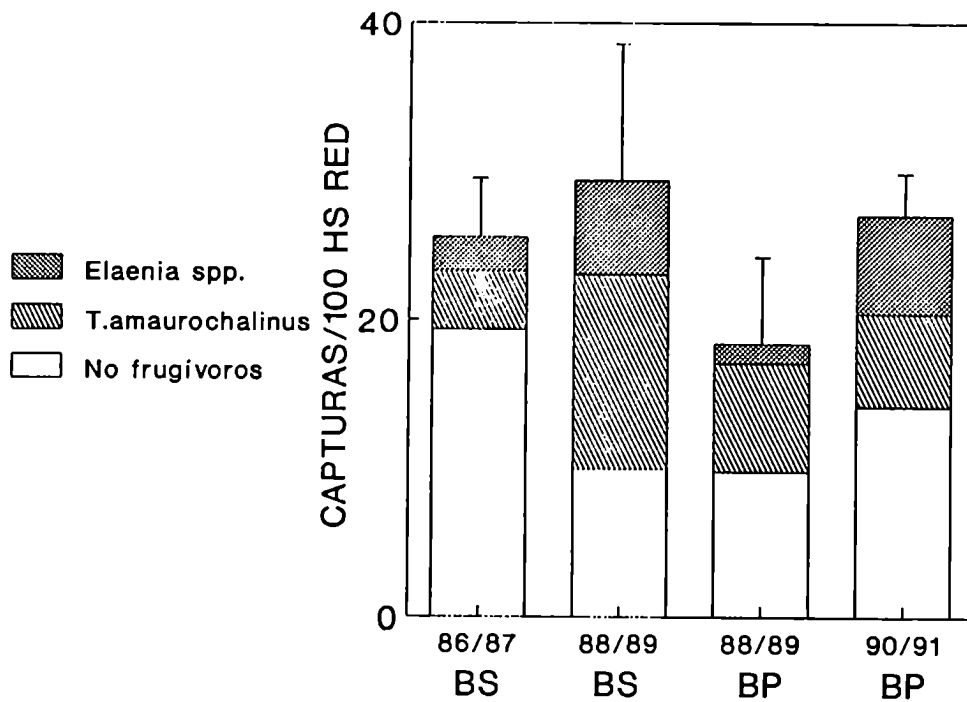


FIGURA VII.1. Capturas/100 hs red durante meses de la estación húmeda en los distintos años y sitios de muestreo (media de las tasas de captura mensuales y error estandar). BS 86/87: n=5 (diciembre-abril), BS 88/89 y BP 88/89: n=3 (diciembre, febrero y abril), BP 90/91: n=2 (diciembre y febrero) muestreo en sotobosque, ecotonos e interior (hs de red x 2,5, corrección por diferencia en la longitud de las redes).

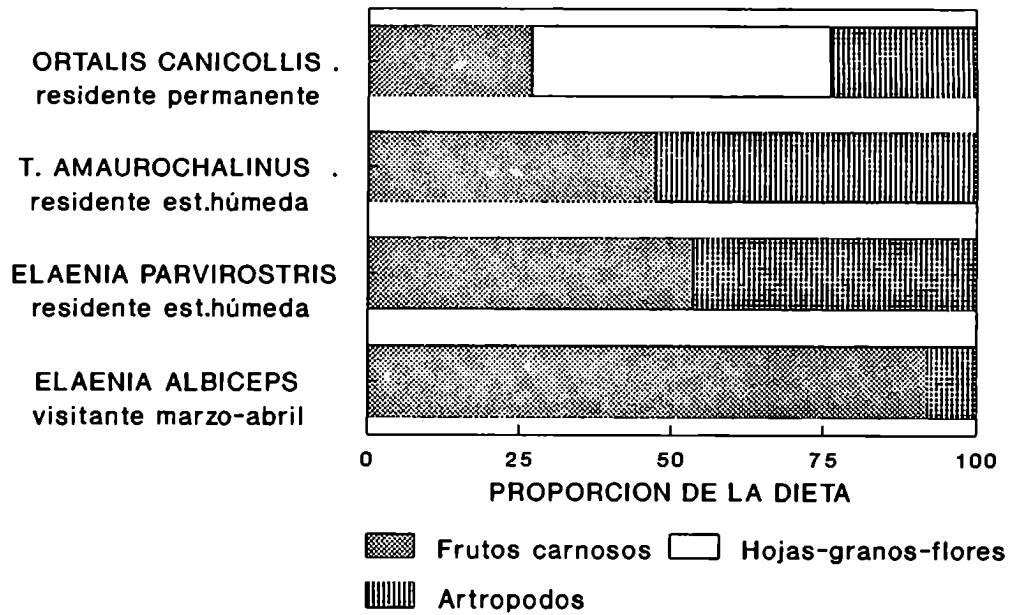


FIGURA VII.2. Composición general de la dieta de las aves frugívoras. Las proporciones en la dieta de la charata se estimaron a partir de los pesos secos de los recursos, para el resto de las aves se utilizó la intercepción de recursos con los puntos de una grilla.

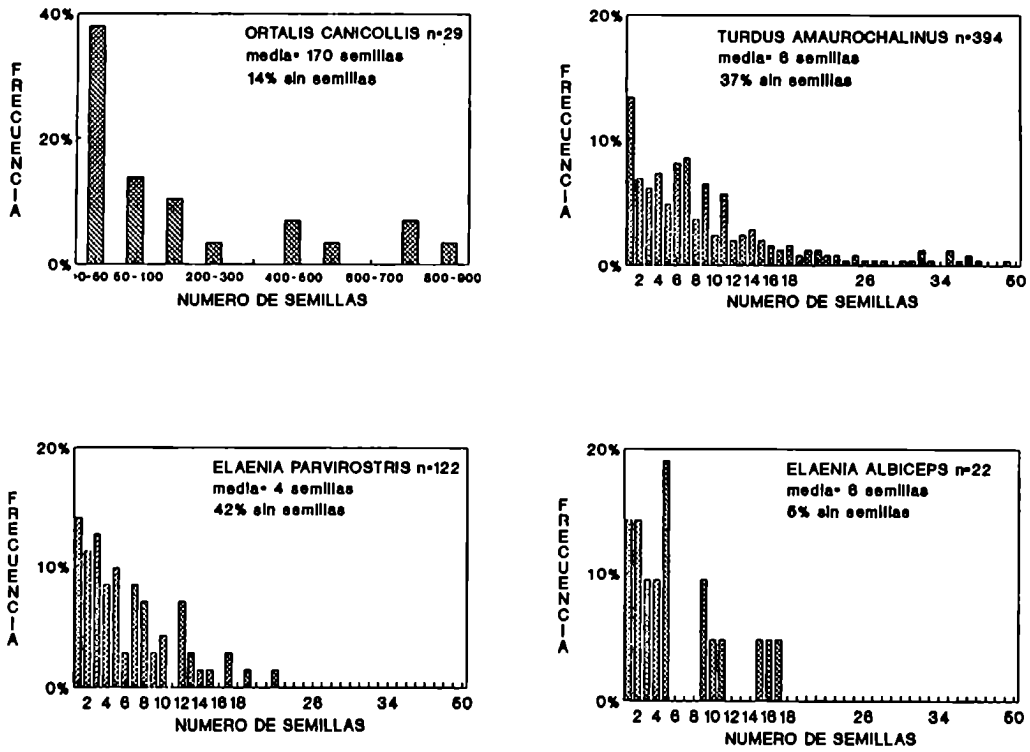


FIGURA VII.3. Distribuciones del número de semillas presentes en los contenidos de aves frugívoras.

REFERENCIAS.

- ARENAS, P. 1981. Etnobotánica Lengua-Maskoy. FECIC, Buenos Aires, Argentina.
- ARRESTO, J. J., R. ROZZI, P. MIRANDA and C. SABAG. 1987. Plant/frugivore interactions in South American temperate forest. *Revista Chilena de Historia Natural* 60:321-336.
- BARNEA, A., Y. YOM-TOV y J. FRIEDMAN. 1990. Differential germination of two closely related species of Solanum in response to bird ingestion. *Oikos* 57:222-228.
- BARNEA, A., Y. YOM-TOV y J. FRIEDMAN. 1991. Does ingestion by birds affect seed germination?. *Functional Ecology* 5:394-402.
- BIANCHI, R. y E. YAÑEZ. 1994. Las precipitaciones en el Noroeste Argentino. 2da. Edición. INTA, Salta, Argentina.
- BIBBY, C. J., N. D. BURGESS y D. A. HILL. 1992. Bird Census Techniques. Academic Press, Cambridge.
- BLAKE, J. G. 1989. Birds of primary forest undergrowth in western San Blas, Panamá. *Journal of Field Ornithology* 60:178-189.
- BLAKE, J. G. and W. G. HOPPES. 1986. Influence of resource abundance on use of tree-fall gaps by birds in an isolated woodlot. *The Auk* 103:328-340.
- BLAKE, J. G. and B. A. LOISELLE. 1991. Variation in resource abundance affects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. *The Auk* 108:114-130.
- BLAKE, J. G., B. A. LOISELLE, T. C. MOERMOND, D. J. LEVEY and J. S. DENSLow. 1990. Quantifying abundance of fruits for birds in tropical habitats. *Studies in Avian Biology* 13:73-79.
- BOELCKE, O. 1981. Plantas Vasculares de la Argentina, nativas

y exóticas. FECIC, Buenos Aires, Argentina.

BOLKOVIC, M. L., S. M. CAZIANI y J. J. PROTOMASTRO. 1995. Food habits of the Three-banded Armadillo (*Xenarthra: Dasipodidae*) in the district of Chaco. *Journal of Mammalogy* 76:1199-1204.

BOLKOVIC, M. L., J. J. PROTOMASTRO y S. M. CAZIANI. 1989. Dispersión de semillas por la iguana colorada (*Tupinambis rufescens*) y el mataco bola (*Tolypeustes mataco*) en el bosque de quebrachos y mistol. *Actas de la XIV Reunión Argentina de Ecología, Jujuy, Argentina.*

BOSQUE, C. y O. PARRA. 1992. Digestive efficiency and rate of food passage in oil bird nestlings. *Condor* 94:557-571.

BRANDL, R., A. KRISTIN y B. LEISLER. 1994. Dietary niche breadth in a local community of passerine birds: an analyses using phylogenetic contrast. *Oecologia* 98:109-116.

BRONSTEIN, J. L.. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 9:214-217.

BROWN, A. D. 1986. Autoecología de Bromeliáceas epífitas y su relación con *Cebus apella* (Primates) en el Noroeste Argentino. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata, Argentina.

BUCHER, E. H. 1974. Observaciones ecológicas sobre los artrópodos del bosque chaqueño de Tucumán. *Rev. Fac. Ci. Fis. Nat. de Córdoba. Biología* 1: 35-122.

BUSTAMANTE, R. O. y M. CANALS L.. 1995. Dispersal quality in plants: how to measure efficiency and effectiveness of a seed disperser. *Oikos* 73:133-136.

BUSTAMATE, R. O., J. A. SIMONETTI, y J. E. MELLA. 1992. Are foxes legitimate and efficient dispersers?. *Acta Oecologica* 13:203-208.

CANEVARI, P. y S. M. CAZIANI. Situación de la Familia Cracidae

en la República Argentina. En: S. Strahl, The Biology and Conservation of the Cracid Family. Houston Zoological Gardens, Houston. En prensa.

CAPURRO, H. A. y E. H. BUCHER. 1986. Variación estacional en la comunidad de aves del bosque chaqueño de Chamental. Physis Sección C 44: 1-6.

CAPURRO, H. A. y E. H. BUCHER. 1988. Lista comentada de las aves del bosque chaqueño de Joaquín V. Gonzalez, Salta, Argentina. El Hornero 13: 39-46.

CAZIANI, S. M. y J. J. PROTOMASTRO. 1994. Diet of the Chaco Chachalaca (Ortalis canicollis). Wilson Bulletin 106:640-648.

CHARLES-DOMINIQUE, P. 1995. Interactions plantes-animaux frugivores, conséquences sur la dissémination des graines et la régénération forestière. Rev. Ecol. (Terre Vie) 50:223-235.

CHESSON, J. 1978. Measuring preference in selective predation. Ecology 59:211-215.

CHRISTENSEN, Z. D. 1978. Notes on food habits of the Plain Chachalaca from the Lower Rio Grande Valley. The Wilson Bulletin 90:647-648.

CLENCH, M. H. y J. R. MATHIAS. 1992. Intestinal transit: How can it be delayed long enough for birds to act as long-distance dispersal agents?. The Auk 109:933-936.

CLERGEAU, P. 1992. The effects of birds on seed germination of fleshy-fruited plants in temperate farmland. Acta Oecologica 13:679-686.

COURTNEY, S. P. y R. SALLABANKS. 1992. It takes gut to handle fruits. Oikos 65:163-166.

DAVIDAR, P. y E. S. MORTON. 1986. The relationships between fruit crops sizes and fruit removal rates by birds. Ecology 67:

262-265.

DELACOUR, J. and D. AMADON. 1973. Curassows and related birds. The American Museum of Natural History, New York.

DENSLOW, J. S., T. C. MOERMOND y D. J. LEVEY. 1986. Spatial components of fruit display in understory trees and shrubs. En A. Estrada y T. H. Fleeming (eds.). Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, xiii + 392 pp.

ELLISON, A. M., J. S. DENSLOW, B. A. LOISELLE y M. DANILO BRENES. 1993. Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. Ecology 74:1733-1749.

EVERITT, B. S. 1992. The analysis of Contingency Tables. Monographs on Statistics and Applied Probability 45. Chapman & Hall, London. ix+164 pp.

FARJI BRENER, A. G. and J. J. PROTOMASTRO. 1992. Patrones forrajeros de dos especies simpátricas de hormigas cortadoras de hojas (Attini, Acromyrmex) en un bosque subtropical seco. Ecotrópicos (Venezuela) 5:32-43.

FARJI BRENER, A. G., P. J. FOLGARAIT, y J. J. PROTOMASTRO. 1992. Asociación entre el arbusto Capparis retusa (Capparidaceae) y las hormigas Camponotus blandus y Acromyrmex striatus (Hymenoptera: Formicidae). Revista de Biología Tropical (Costa Rica) 40:341-344.

FLEMING, T. H., R. BREITWISCH, G. H. WHITESIDES. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 18:91-109.

FOLGARAIT, P. J., A. G. FARJI BRENER, y J. J. PROTOMASTRO. 1993. Influence of biotic, chemical and mechanical plant defenses on the foraging pattern of the leaf-cutter ant Acromyrmex striatus in a subtropical forest. Ecología Austral 3.

- FOSTER, M. S. 1987. Feeding methods and efficiencies of selected frugivorous birds. *Condor* 89: 566-580.
- FUENTES, M. 1994. Diets of fruit-eating birds: what are the causes of interspecific differences?. *Oecologia* 97: 134-142.
- FUTUYMA, D. J. 1986. *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- FUTUYMA, D. J. y M. SLATKIN. 1983. *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- GORCHOV, D. L. 1988. Does asynchronous fruit ripening avoid satiation of seed dispersers? A field test. *Ecology* 69:1545-1551.
- GREENBERG, R. 1981. Frugivory in some migrant tropical forest wood warblers. *Biotropica* 13:215-223.
- HARPER, J. L., J. N. CLAWORTHY, I H. MCNAUGHTON, y G. R. SAGAR. 1981. The evolution of closely related species living in the same area. *Evolution* 15:209-227.
- HEDGE, S. E., K. N. GANESHAIAH y R. V. SHAANKER. 1991. Fruit preference criteria by avian frugivores: their implications for the evolution of clutch size in Solanum pubescens. *Oikos* 60: 20-26.
- HEIMERDINGER, M. A. y R. C. LEBERMAN. 1966. The comparative efficiency of 30 and 36 mm mesh in mist nets. *Bird Banding*:280-285.
- HERRERA, C. M. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63: 773-785.
- HERRERA, C. M. 1984 a. Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology* 65: 609-617.
- HERRERA, C. M. 1984 b. A study of avian frugivores, bird-

dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs* 54: 1-23.

HERRERA, C. M. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos* 44: 132-141.

HERRERA, C. M. 1987. Vertebrate-dispersal plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological Monographs* 57: 305-331.

HERRERA, C. M. 1989. Seed dispersal by animals: a role in Angiosperm diversification?. *The American Naturalist* 133:309-322.

HERRERA, C. M. 1992. Interspecific variation in fruit shape: allometry, phylogeny, and adaptation to dispersal agents. *Ecology* 73:1832-1841.

HERRERA, C. M., P. JORDANO, L. LOPEZ-SORIA y J. A. AMAT. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivory activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64:315-344.

HOBBS, R. J. y L. F. HUENNEKE. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6:324-337.

HOPPE, W. G. 1987. Pre- and post-foraging movements of frugivorous birds in an eastern deciduous forest woodland, USA. *Oikos* 49:281-290.

HOWE, H. F. 1983. Annual variation in a neotropical seed-dispersal system. pp 211-227 en Sutton, S. L., T. C. Whitmore y A. C. Chadwick (eds.). *Tropical rain forest: Ecology and Management*. Blackwell Scientific Publications, London.

HOWE, H. F. 1984a. Constraints on the evolution of mutualisms.

American Naturalist 123: 764-777.

HOWE, H. F. 1984b. Implications of seed dispersal by animals for tropical Reserve Management. *Biological Conservation* 30:261-281.

HOWE, H. F. 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79:417-426.

HOWE, H. F. y D. DE STEVEN. 1979. Fruit production, migrant bird visitation, and seed dispersal of Guarea glabra in Panamá. *Oecologia* (Berlín) 39: 185-196.

HOWE, H. F. y G. F. ESTABROOK. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *American Naturalist* 111: 817-832.

HOWE, H. F. y J. SMALLWOOD. 1982. Ecology of the seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.

HOWE, H. F. y G. A. VANDE KERCKHOVE. 1979. Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. *Ecology* 60: 180-189.

HOWE, H. F. y G. A. VANDE KERCKHOVE. 1980. Nutmeg dispersal by tropical birds. *Science* 210: 925-927.

HOWE, H. F. y L. C. WESTLEY. 1988. *Ecological Relationships of Plants and Animals*. Oxford University Press, New York, 273 pp.

HOWE, H. F., E. W. SCHUPP and L. C. WESTLEY. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (Virola surinamensis). *Ecology* 66:781-791.

HUMPHREY, P. S., D. BRIDGE y T. E. LOVEJOY. 1968. A technique for mist-netting in thr forest canopy. *Bird-Banding* 39:43-50.

IZHAKI, I. y U. N. SAFRIEL. 1990. The effect of some mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. *Journal of Ecology* 78:56-65.

IZHAKI, I., P. B. WALTON y U. N. SAFRIEL. 1991. Seed shadows generated by frugivorous birds in an easternmediterranean scrub.

Journal of Ecology 79:575-590.

JANSON, C. H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a Neotropical forest. Science 219: 187-189.

JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. American Naturalist 104: 501-528.

JANZEN, D. H. 1980. When is it coevolution?. Evolution 34: 611-612.

JOHNS, A. D. 1991. Responses of Amazonian rain forest birds to habitat modification. Journal of Tropical Ecology 7: 417-437.

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

JOHNSON, R. A., M. F. WILSON, J. N. THOMPSON y R. I. BERTIN. 1985. Nutritional values of wild fruits and consumption by migrant frugivorous birds. Ecology 66: 819-827.

JORDANO, P. 1982. Migrant birds and the seed-dispersal system of southern Spanish blackberries. Oikos 38: 183-193.

JORDANO, P. 1987. Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size, and insect damage. Ecology 68:1711-1723.

JUNG, R. E. 1992. Individual variation in fruit choice by American Robins (Turdus migratorius). The Auk 109:98-111.

KARR, J. R. 1976. Seasonality, resource availability and community diversity in tropical bird communities. American Naturalist 110: 973-994.

KARR, J. R. 1979. On the use of mist nets in the study of birds communities. Inland Bird Banding 51:1-10.

KARR, J. R. 1981. Surveying birds in the tropics. En: C. J. Ralph y J. M. Scott (Eds.). Estimating numbers of terrestrial birds. Studies in Avian Biology 6. Pp:548-553.

- KARR, J. R. 1990. Interactions between forest birds and their habitats: A comparative synthesis. pp:379-386. In: A. Keast (ed.), Biogeography and ecology of forest bird communities.
- KARR, J. D. y BRAWN. 1990. Food resources of understory birds in Central Panamá: quantification and effects on avian populations. *Studies in Avian Biology* 13:58-64.
- KILLEN, T. J., E. GARCIA y S. G. BECK (eds.). 1993. Guía de Arboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia y Missouri Botanical Garden, La Paz, Bolivia.
- KINNAIRD, M. F., T. G. O'BRIEN, y S. SURYADI. 1996. Population fluctuation in Sulawesi Red-Knobbed Hornbills: tracking figs in space and time. *The Auk* 113:431-440.
- KRATTER, A. W., T. S. SILLETT, R. T. CHESSER, J. P. O'NEILL, T. A. PARKER III y A. CASTILLO. 1993. Avifauna of a Chaco locality in Bolivia.
- KREBS, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Row Publishers, New York.
- KREBS, J. R. y R. H. MC CLEERY. 1984. Optimization in Behavioural Ecology. En: J. R. Krebs y N. B. Davies (eds.). *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. 2da. ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford. xi +493 pp.
- LANYON, W. E. 1978. Revision of the Myiarchus flycatchers of South America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. Vol. 161: article 4. New York.
- LEVEY, D. J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *American Naturalist* 129: 471-485.
- LEVEY, D. J. 1988 a. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs* 58: 251-269.

LEVEY, D. J. 1988 b. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds: the effect of distance between fruits on preference patterns. *Ecology* 65: 844-850.

LEVEY, D. J. 1990. Habitat-dependent fruiting behaviour of an understorey tree, Miconia centrodesma, and tropical treefall gaps as keystone habitats for frugivores in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 6:409-420.

LEVEY, D. J. y G. E. DUKE. 1992. How do frugivores process fruit? Gastrointestinal transit and glucose absorption in Cedar Waxwings (Bonbycilla cedrorum). *The Auk* 109:722-730.

LEVEY, D. J., T. C. MOERMOND y J. S. DENSLOW. 1984. Fruit choice in neotropical birds: the effect of distance between fruits on preference patterns. *Ecology* 65: 844-850.

LOISELLE, B. A. 1990. Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: importance of considering seed composition. *Oecologia* 82:494-500.

LOISELLE, B. A. and J. G. BLAKE. 1990. Diet of understory fruit-eating birds in Costa Rica: seasonality and resource abundance. *Studies in Avian Biology* 13:91-103.

LOISELLE, B. A. and J. G. BLAKE. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72:180-193.

LOMBARDO, R. J. 1995. Indices de asociación y similitud. Pp: 365-377. En: E. Lopreto y G. Tell (directores). *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio. Tomo I.* Ediciones Sur, Buenos Aires.

LOPEZ DE CASENAVE, J., J. P. PELOTTO, y J. J. PROTOMASTRO. 1995. Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina. *Forest Ecology and*

Management 72:61-69.

LOVEJOY, T. E. 1974. Bird diversity and abundance in amazon forest communities. Living Bird 13:127-191.

MACK, A. L. 1990. Is frugivory limited by secondary compounds in fruits?. Oikos 57:135-138.

MALMBORG, P. K. and M. F. WILLSON. 1988. Foraging ecology of avian frugivores and some consequences for seed dispersal in an Illinois woodlot. The Condor 90:173-186.

MANLY, B. F. J., L. L. McDONALD y D. L. THOMAS. 1993. Resource selection by animals. Statistical design and analysis for field studies. Chapman & Hall, London. viii 177+pp.

MARINI, M. A. and R. B. CAVALCANTI. 1990. Migracoes de Elaenia albiceps chilensis e Elaenia chiriquensis albivertex (Aves: Tyrannidae). Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi, ser. Zool. 6:59-67.

MARION, W. R. 1976. Plain Chachalaca food habits in south Texas. Auk 93:376-379.

MARTIN, T. E. 1985a. Resource selection by tropical frugivorous birds: integrating multiple interactions. Oecologia (Berlin) 66: 563-573.

MARTIN, T. E. 1985b. Selection of second-growth woodlands by frugivorous migrating birds in Panama: an effect of fruit size and plant density?. Journal of Tropical Ecology 1:157-170.

MARTIN, T. E. y J. R. KARR. 1986a. Patch utilization by migrating birds: resources oriented?. Ornis Scandinavica 17: 165-174.

MARTIN, T. E. and J. R. KARR. 1986b. Temporal dynamics of neotropical birds with special reference to frugivores in second-growth woods. Willson Bulletin 98:38-60.

MAURER, B. A. 1985. Avian community dynamics in desert

grassland: observational scale and hierarchial structure. Ecological Monographs 55:295-312.

McKEY, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. En: L. E. Gilbert y P. H. Raven (eds.), Coevolution of Animals and Plants. University Texas Press, Austin, Texas.

McPHERSON, J. M. 1987. A field study of winter fruit preferences of Cedar Waxwings. The Condor 89: 293-306.

MEYER DE SCHAUENSEE, R. M. 1970. A guide to the birds of South America. The Academy of Natural Science of Philadelphia. Pennsylvania.

MOERMOND, T. C. y J. S. DENSLOW. 1983. Fruit choice in neotropical birds: effects of fruit type and accessibility on selectivity. Journal of Animal Ecology 52: 407-420.

MOERMOND, T. C. y J. S. DENSLOW. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. En: Ornithological Monographs 36: 865-897. P. A. Buckley, M. S. Foster, E. W. Morton, R. S. Ridgely y F. G. Buckley (eds.). Neotropical Ornithology.

MOERMOND, T. C., J. S. DENSLOW, D. J. LEVEY y E. SANTANA. 1986. The influence of morphology on fruit choice in neotropical birds. En A. Estrada y T. H. Fleeming (eds.). Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.

MONTALDO, N. H. 1993. Dispersión por aves y éxito reproductivo de dos especies de Ligustrum (Oleaceae) en un relicto de selva subtropical en la Argentina. Revista Chilena de Historia Natural 66:75-85.

MOODY, D. T. 1970. A method for obtaining food samples from insectivorous birds. Auk 87: 579.

MOORE, L. A. y M. F. WILLSON. 1982. The effects of

microhabitat, spatial distribution, and display size on dispersal of Lindera benzoin by avian frugivores. Canadian Journal of Botany 60: 557-560.

MOSQUEIRA, M. E., S. M. CAZIANI, E.J. DERLINDATI Y G. MONASTERIO. Las pavas de monte (Penelope obscura, Cracidae) en la Cuenca del Río Mojotoro, Salta. Trabajo completo en Actas de la II Reunión de Selvas de Montaña. Salta. En prensa.

MUELLER-DOMBOIS, D. y M. ELLEMBERG. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. Wiley, New York.

MURRAY, K. G. 1987. Selection for optimal fruit crop size in bird-dispersed plants. American Naturalist 129: 18-31.

MURRAY, K. G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. Ecological Monographs 58:271-298.

MURRAY, K. G. y otros. 1994. Fruits laxatives and seed passage rates in frugivores: consequences for plant reproductive success. Ecology 75:989-994.

NAROSKY, T. y D. YZURIETA. 1987. Guía para la identificación de las Aves de Argentina y Uruguay. Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.

NERIS, N. y F. COLMAN. 1991. Observaciones de aves en los alrededores de Colonia Neuland, Departamento de Boquerón, Paraguay. Boletín del Museo de Historia Natural de Paraguay 10: 1-10.

NORBERG, U. M. 1986. Evolutionary convergence in foraging niche and flight morphology in insectivorous aerial-hawking birds and bats. Ornis Scandinavica 17:253-260.

NORES, M. , D. YZURIETA and S. A. SALVADOR. 1991. Lista y distribución de las aves de Santiago del Estero, Argentina. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina.

Tomo 59:157-196.

OLROG, C. C. 1963. Lista y distribución de las aves argentinas. Opera Lilloana 9:1-377.

OLROG, C. C. 1984. Las aves argentinas, una nueva guía de campo. Administración de Parques Nacionales, Madrid.

PHELPS, W. H. y R. MEYER DE SCHAUENSEE. 1978. Una guía de las aves de Venezuela. Princeton University Press, Caracas, Venezuela.

PIELOU, E. C. 1984. The Interpretation of Ecological Data. John Wiley & Sons, Inc.. New York.

POULIN, B. y G. LEFEBVRE. 1996. Dietary relationships of migrant and resident birds from a humid forest in Central Panamá. The Auk 113:277-287.

POULIN, B., G. LEFEBVRE and R. McNEIL. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. Ecology 73:2295-2309.

POULIN, B., G. LEFEBVRE and R. McNEIL. 1993. Variations in bird abundance in tropical arid and semi-arid habitats. Ibis 135:432-441.

POULIN, B., G. LEFEBVRE and R. McNEIL. 1994a. Characteristics of Feeding Guilds and Variation in Diets of Bird Species of Three Adjacent Tropical Sites. Biotropica 26:187-197.

POULIN, B., G. LEFEBVRE y R. McNEIL. 1994b. Diets of land birds from northeastern Venezuela. The Condor 96: 354-367.

PROTOMASTRO, J. J. 1988. Fenología y mecanismos de interacción en un bosque chaqueño occidental. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires.

RALPH, C. J. y J. M. SCOTT. 1981. Estimating numbers of terrestrial birds. Studies in Avian Biology 6: 1-630.

RAMELLA, L. y R. SPICHIGER. 1989. Interpretación preliminar del medio físico y de la vegetación del Chaco Boreal. Contribución al estudio de la flora y de la vegetación del Chaco. 1. *Candollea* 44:639-680.

REDFORD, K. H. 1991. The Ecologically Noble Savage. *Cultural Survival Quarterly* 15:46-48.

REDFORD, K. H. 1992. The Empty Forest. *Bio Science* 42:412-422.

REID, N. 1989. Dispersal of mitletoes by honey eaters and flowerpeckers: components of seed dispersal quality. *Ecology* 70:137-145.

REID, N. 1991. Coevolution of mitletoes and frugivorous birds?. *Australian Journal of Ecology* 16:457-469.

REMSEN, N. J. y D. A. GOOD. 1996. Misuse of data from mist-net captures to assess relative abundance in bird populations. *The Auk* 113:381-398.

REY, P. 1995. Spatio-temporal variation in fruit and frugivorous bird abundance in olive orchards. *Ecology* 76:1625-1635.

RIVERA, M. O., M. LIBERMANN, S. BECK y M. MORAES. 1994. Mapa de vegetación y áreas protegidas de Bolivia. Universidad Mayor de San Andrés. La Paz, Bolivia.

ROSENBERG, K. V. y R. J. COOPER. 1990. Approaches to avian diet analysis. *Studies in Avian Biology* 13:80-90.

SALLABANKS, R. 1992. Fruit fate, frugivory, and fruit characteristics: a study of the hawthorn, Crataegus monoqyna (Rosaceae). *Oecologia* 91:296-304.

SALLABANKS, R. 1993a. Fruiting plant attractiveness to avian seed dispersers: native vs. invasive Crataegus in Western Oregon. *Madroño* 40:108-116.

SALLABANKS, R. 1993b. Hierarchical mechanisms of fruit selection

by an avian frugivore. *Ecology* 74:1326-1336.

SARGENT, S. 1990. Neighborhood effects on fruit removal by birds: a field experiment with Vibornum dentatum (Caprifoliaceae). *Ecology* 71: 1289-1298.

SCHEMSKE, D. W. y N. BROKAW. 1981. Treefalls and the distribution of understory birds in a tropical forest. *Ecology* 62:938-945.

SHORT, L. L. 1975. A zoogeographic analysis of the South American Chaco Avifauna. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 154: 163-352.

SHORT, L. L. 1976. Notes on a collection of birds from the Paraguayan Chaco. *American Museum Novitates* 2597: 1-16.

SIEGEL, S. S. 1977. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. Editorial Trillas, Mexico.

SKEATE, S. T. 1987. Interactions between birds and fruits in a northern Florida hammonck community. *Ecology* 68:297-309.

SNOW, D. W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating in birds. *Ibis* 113: 194-202.

SNOW, D. W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica* 13: 1-14.

SOKAL, R. R. y F. J. ROHLF. 1979. Biometria, principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. H. Blume Ediciones, Madrid.

SORENSEN, A. E. 1981. Interactions between birds and fruits in a temperate woodland. *Oecología* 50: 242-249.

SORENSEN, A. E. 1984. Nutrition, energy and passage time: experiments with fruit preferences in european blackbirds (Turdus merula). *Journal of Animal Ecology* 53: 545-557.

STAPANIAN, M. A. 1982. Evolution of fruiting strategies among fleshy-fruited plant species of eastern Kansas. *Ecology* 63:

1422-1431.

STILES, E. W. 1980. Patterns of fruit presentation and seed dispersal in bird-disseminated woody plants in the eastern deciduous forest. *American Naturalist* 116: 670-688.

STILES, E. W. y D. W. WHITE. 1986. Seed deposition patterns: influence of season, nutrients, and vegetation structure. En A. Estrada y T. H. Fleeming (eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, xiii + 392 pp.

STRAHL, S. D. and A. GRAJAL. 1991. Conservation of large avian frugivores and the management of Neotropical protected areas. *Oryx* 25:50-55.

TABER, A. B., C. P. DONCASTER, N. N. NERIS y F. COLMAN. 1993. Ranging behavior and population dynamics of the Chacoan Peccary, Catagonus wagneri. *Journal of Mammalogy* 74:443-454.

TERBORGH, J. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forests. Pp. 371-383 en A. Estrada y T. H. Fleming (eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.

THEBAUD, C. y M. DEBUSSCHE. 1992. A field test of the effects of infrutescence size on fruit removal by birds in Viburnum tinus. *Oikos* 65:391-394.

THOMPSON, J. N. y M. F. WILSON. 1978. Disturbance and the dispersal of fleshy fruits. *Science* 200: 1161-1163.

THOMPSON, J. N. y M. F. WILSON. 1979. Evolution of temperate fruit/bird interactions: phenological strategies. *Evolution* 33: 973-982.

TRAVESET, A. 1994. Influence of type of avian frugivory on the fitness of Pistacia terebinthus L.. *Evolutionary Ecology* 8:618-627.

VALBURG, L. K. 1992. Eating infested fruits: interactions in a

plant-disperser-pest triad. *Oikos* 65:25-28.

VARELA, O. R. y A. D. BROWN. 1995. Tapires y pecaríes como dispersores de plantas de los bosques húmedos subtropicales de Argentina. En: *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña* (Brown A. D. y H. R. Grau, Eds.), pp. 129-140. Proyecto de Desarrollo Agroforestal/LIEY.

WEGE, D. C. y A. J. LONG. 1995. Key areas for threatened birds in the Neotropics. *Birdlife Conservation Series* 5. Birdlife International, Cambridge.

WHEELWRIGHT, N. T. 1985a. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos* 44: 465-477.

WHEELWRIGHT, N. T. 1985b. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66:808-818.

WHEELWRIGHT, N. T. y G. H. ORIANI. 1982. Seed dispersal by animals: constraints with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *American Naturalist* 119: 402-412.

WHEELWRIGHT, N.T., W. A. HABER, K. G. MURRAY y C. GUINDON. 1984. Tropical fruit-eating birds and their food plants: a survey of a Costa Rican Lower Montane Forest. *Biotropica* 16:173-192.

WHITE, D. W. y E. W. STILES. 1985. The use of refractometry to estimate nutrient rewards in vertebrate-dispersed fruits. *Ecology* 66:303-307.

WHITE, D. W. y E. W. STILES. 1991. Fruit harvesting by American Robins: influence of fruit size. *Wilson Bulletin* 103:690-692.

WIENS, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.

WILLIS, E. O. 1979. The composition of avian communities in

remanescent woodlots in southern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 33: 1-25.

WILLSON, M. F. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55:1017-1029.

WILLSON, M. F. y M. N. MELAMPY. 1983. The effect of bicolored fruit displays on fruit removal by avian frugivores. *Oikos* 41:27-31.

WILLSON, M. F. y C. J. WHELAN. 1989. Ultraviolet reflectance of fruits of vertebrate-dispersed plants. *Oikos* 55:341-348.

WILLSON, M. F. y C. J. WHELAN. 1993. Variation of dispersal phenology in a bird-dispersed shrub, Cornus drummondii. *Ecological Monographs* 63:151-172.

WITMER, M. C. 1996. Annual diet of Cedar Waxwings based on U.S. Biological Survey Records (1885-1950) compared to the diet of American Robins: contrasts in dietary patterns and natural history. *The Auk* 113:414-430.

ZAR, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc., New Jersey. ix+716 pp.

APENDICE I. LISTA DE AVES DE LA REGION CHAQUEÑA.

Listas de aves localidades chaqueñas, sin especies de aves acuáticas.

P: presencia en tres o cuatro localidades (*), o cinco o seis localidades (**). CN: Colonia Neuland, Paraguay (Neris y Coleman 1991), EP: Estancia Perforación, Bolivia, LI: Lichteneau, AI: Abapó-Izozog, SA: Campos del Norte, Salta, Argentina, (tomadas de Kratter et al. 1993), CO: Reserva de Copo, Santiago del Estero, Argentina (Caziani, Protomastro, Lopez de Casenave y Mermoz, en prep.). CO: con la letra (n) se indica especies observadas por Nores (com.pers.).

Especies	P	CN	EP	LI	AI	SA	CO
FAMILIA RHEIDAE							
1. <u>Rhea americana</u>	*	+	+	-	-	+	+
FAMILIA TINAMIDAE							
2. <u>Crypturellus tataupa</u>		+	+	+	+	+	+
3. <u>Crypturellus parvirostris</u>		-	+	-	-	-	-
4. <u>Nothoprocta cinerascens</u>		+	+	+	-	+	+
5. <u>Nothura maculosa</u>		+	-	+	-	-	-
6. <u>Nothura boraquira</u>		-	-	+	-	-	-
7. <u>Nothura darwinii</u>		-	-	-	-	-	n
8. <u>Eudromia formosa</u>		+	+	+	-	+	+
FAMILIA CATHARTIDAE							
9. <u>Coragyps atratus</u>		+	+	-	+	-	+
10. <u>Cathartes aura</u>		+	+	-	+	-	+
11. <u>Vultur gryphus</u>		-	+	-	-	-	-
12. <u>Sarcoramphus papa</u>		+	-	-	-	-	+
FAMILIA ACCIPITRIDAE							
13. <u>Chondrohierax uncinatus</u>		-	-	+	-	-	-
14. <u>Gamponyx swainsonii</u>		-	-	+	-	+	+
15. <u>Elanus leucurus</u>		-	-	-	-	+	+
16. <u>Ictinia mississippiensis</u>		-	-	+	-	-	-
17. <u>Ictinia plumbea</u>		-	-	-	-	-	+
18. <u>Accipiter striatus</u>		-	-	+	+	+	+
19. <u>Accipiter bicolor</u>		-	+	+	-	-	-
20. <u>Circus cinereus</u>		-	-	-	-	+	-
21. <u>Geranoospiza caerulescens</u>		+	+	-	-	-	+
22. <u>Parabuteo unicinctus</u>		-	-	-	+	+	-
23. <u>Buteogallus urubitinga</u>		+	-	+	-	+	+
24. <u>Buteogallus meridionalis</u>		+	-	-	+	+	+
25. <u>Geranoetus melanoleucus</u>		-	-	-	+	+	n
26. <u>Harpyhaliaetus coronatus</u>		+	+	-	-	+	-

Species	P	CN	EP	LI	AI	SA	CO
27. <u>Buteo magnirostri</u>	*	+	+	-	+	+	-
28. <u>Buteo albicaudatus</u>	**	-	+	+	+	+	+
29. <u>Buteo polyosoma</u>		-	-	-	-	+	+
FAMILIA FALCONIDAE							
30. <u>Herpetotheres cachinnans</u>		+	-	-	-	-	-
31. <u>Polyborus plancus</u>		+	+	-	+	+	+
32. <u>Milvago chimango</u>		-	-	-	-	+	+
33. <u>Milvago chimachina</u>		+	-	-	-	-	+
34. <u>Spizapteryx circumcinctus</u>		+	+	-	-	+	+
35. <u>Falco sparverius</u>		+	+	-	+	+	n
36. <u>Falco femoralis</u>		-	+	+	+	+	-
37. <u>Falco rufigularis</u>		-	-	+	-	-	-
38. <u>Falco peregrinus</u>		-	-	-	-	+	-
FAMILIA CRACIDAE							
39. <u>Ortalis canicollis</u>							
FAMILIA CARIAMIDAE							
40. <u>Cariama cristata</u>		+	+	-	-	-	-
41. <u>Chunga burmeisteri</u>		+	+	-	-	+	+
FAMILIA COLUMBIDAE							
42. <u>Columba picazuro</u>		+	-	+	-	-	+
43. <u>Columba maculosa</u>		-	-	-	-	+	+
44. <u>Columba cayanensis</u>		-	-	+	-	-	-
45. <u>Zenaida auriculata</u>	**	+	-	+	+	+	+
46. <u>Columbina squammata</u>		+	-	+	-	-	-
47. <u>Columbina talpacoti</u>		-	-	+	-	-	+
48. <u>Columbina picui</u>		+	+	+	+	+	+
49. <u>Leptotila verreauxi</u>		-	+	+	+	+	+
FAMILIA PSITTACIDAE							
50. <u>Ara auricollis</u>		-	-	-	+	-	-
51. <u>Aratinga acuticaudata</u>		+	+	+	+	+	+
52. <u>Aratinga leucophthalma</u>		+	-	-	-	-	-
53. <u>Nandayus nenday</u>		+	+	-	-	-	-
54. <u>Pyrrhura molinae</u>		-	-	-	+	-	-
55. <u>Myopsitta monachus</u>		+	+	+	-	+	+
56. <u>Amazona aestiva</u>		+	+	+	+	+	+
FAMILIA CUCULIDAE							
57. <u>Coccyzus cinereus</u>		-	-	+	-	+	+
58. <u>Coccyzus erythrophthalmus</u>		-	-	+	-	-	-
59. <u>Coccyzus americanus</u>		-	-	+	-	-	+
59. <u>Coccyzus melacoryphus</u>	*	+	-	+	-	+	+
60. <u>Piaya cayana</u>		-	+	-	+	-	-
61. <u>Crotophaga ani</u>	*	+	-	+	-	+	+
62. <u>Guirra guira</u>	**	+	-	+	+	+	+
63. <u>Tapera naevia</u>	*	-	-	+	+	+	+
FAMILIA TYTONIDAE							
64. <u>Tyto alba</u>			-	+			

Especies	P	CN	EP	LI	AI	SA	CO
FAMILIA STRIGIDAE							
65. <u>Otus choliba</u>	**	-	+	+	+	+	+
66. <u>Bubo virginianus</u>		-	-	-	-	+	-
67. <u>Glaucidium brasilianum</u>	**	-	+	+	+	+	+
68. <u>Speotyto cunicularia</u>	*	+	-	+	-	+	-
69. <u>Strix rufipes</u>	*	+	+	+	-	-	+
70. <u>Asio flammeus</u>		-	-	+	-	+	-
71. <u>Aegolius harrisii</u>		-	-	-	+	-	-
FAMILIA NYCTIBIIDAE							
72. <u>Nyctibius griseus</u>		+	-	+	-	-	
FAMILIA CAPRIMULGIDAE							
73. <u>Chordeiles minor</u>		-	-	+	-	-	-
74. <u>Podager nacunda</u>		-	-	+	-	+	-
75. <u>Caprimulgus longirostris</u>		-	-	-	-	+	-
76. <u>Caprimulgus parvulus</u>		+	+	+	-	+	+
77. <u>Caprimulgus rufus</u>		-	-	-	-	-	+
78. <u>Hydropsalis brasiliana</u>		-	+	-	-	+	-
FAMILIA APODIDAE							
79. <u>Streptoprocne zonaris</u>		-	+	-	-	-	-
80. <u>Chaetura andrei</u>		-	-	-	-	-	+
FAMILIA TROCHILIDAE							
81. <u>Chlorostilbon aureoventris</u>		+	+	+	+	+	+
82. <u>Hylocharis chrysur</u>		-	-	+	+	-	-
83. <u>Helimaster furcifer</u>		-	+	+	+	+	+
FAMILIA TROGONIDAE							
84. <u>Trogon curucui</u>		-	-	-	+		
FAMILIA BUCCONIDAE							
85. <u>Nystalus maculatus</u>							
FAMILIA RAMPHASTIDAE							
86. <u>Ramphasto toco</u>		-	-	-	+		
FAMILIA PICIDAE							
87. <u>Picumnus cirratus</u>		+	+	+	+	-	+
88. <u>Melanerpes candidus</u>		+	+	+	+	+	+
89. <u>Melanerpes cactorum</u>		-	+	+	+	+	+
90. <u>Picoides mixtus</u>		+	+	+	-	+	+
91. <u>Piculus chrysochloros</u>		-	-	+	-	-	-
92. <u>Colaptes melanochloros</u>		-	+	+	-	+	+
93. <u>Colaptes campestris</u>		-	-	+	+	+	-
94. <u>Dryocopus schulzi</u>		+	-	+	-	-	+
95. <u>Phloeoeceastes leucopogon</u>		+	+	+	+	+	+
FAMILIA DENDROCOLAPTIDAE							
96. <u>Sittasomus griseicapillus</u>		+	-	+	+	-	+
97. <u>Drymornis bridgesii</u>		-	+	+	-	+	+
98. <u>Dendrocolaptes picumnus</u>		-	-	-	+	-	-
99. <u>Xiphocolaptes major</u>		+	+	+	+	+	+

Species	P	CN	EP	LI	AI	SA	CO
100. <u>Lepidocolaptes angustirostris</u>	**	+	+	+	+	+	+
101. <u>Campylorhamphus trochilirostris</u>	**	-	+	+	+	+	+
FAMILIA FURNARIIDAE							
102. <u>Upucerthia certhioides</u>	*	-	+	+	-	+	+
103. <u>Furnarius rufus</u>	**	+	+	+	-	+	+
104. <u>Furnarius cristatus</u>	*	+	-	+	-	+	+
105. <u>Leptasthenura platensis</u>		-	-	+	-	+	-
106. <u>Schoeniophylax phryganophila</u>		+	-	+	-	-	-
107. <u>Synallaxis albescens</u>	*	-	-	+	+	+	+
108. <u>Synallaxis frontalis</u>	*	-	+	-	+	+	+
109. <u>Craniroleuca pyrrhophia</u>	*	-	+	+	-	+	+
110. <u>Asthenes baeri</u>	*	-	+	+	-	+	+
111. <u>Phacellodomus rufifrons</u>		-	+	-	-	-	-
112. <u>Phacellodomus sibilatrix</u>	**	+	+	+	-	+	+
113. <u>Coryphistera alaudina</u>	**	+	+	+	-	+	+
114. <u>Anumbius annumbi</u>		+	-	-	-	-	-
115. <u>Pseudoseisura lophotes</u>	**	+	+	+	-	+	+
FAMILIA FORMICARIIDAE							
116. <u>Batara cinerea</u>		-	+	-	-	-	-
117. <u>Taraba major</u>		+	+	+	+	+	+
118. <u>Thamnophilus doliatus</u>		-	+	+	+	-	-
119. <u>Thamnophilus caerulescens</u>		-	+	+	+	+	+
120. <u>Myrmorchilus strigilatus</u>		+	+	+	+	-	+
121. <u>Formicivora melanogaster</u>		-	-	-	+	-	-
FAMILIA RHINOCRYPTIDAE							
122. <u>Rhinocrypta lanceolata</u>		+	+	-	+	+	-
123. <u>Melanopareia maximiliani</u>		-	-	+	-	-	+
FAMILIA TYRANNIDAE							
124. <u>Camptostoma obsoletum</u>		-	+	-	+	+	+
125. <u>Sublegatus modestus</u>		-	+	+	-	+	+
126. <u>Suiriri suiriri</u>		+	+	+	+	+	+
127. <u>Elaenia albiceps</u>		-	+	-	-	+	+
128. <u>Elaenia parvirostris</u>		-	-	-	-	+	+
129. <u>Elaenia spectabilis</u>		-	-	+	-	-	-
130. <u>Serpophaga subcristata</u>		-	+	+	+	+	+
131. <u>Serpophaga munda</u>		-	-	-	+	-	-
132. <u>Inerzia inornata</u>		-	+	-	-	-	-
133. <u>Stigmatura budytoides</u>		-	+	+	-	+	+
134. <u>Polystictus pectoralis</u>		-	-	+	-	-	-
135. <u>Pseudocolopteryx acutipennis</u>		-	-	+	-	-	-
136. <u>Euscarthmus meloryphus</u>	**	-	+	+	+	+	+
137. <u>Hemitriccus margaritaceiventer</u>	**	+	+	+	+	+	+
138. <u>Myiophobus fasciatus</u>		-	-	-	-	+	+
139. <u>Cnemotriccus fuscatus</u>	*	-	+	+	+	-	+
140. <u>Lathrotriccus euleri</u>		-	-	+	-	-	-
141. <u>Pyrocephalus rubinus</u>	**	+	+	+	-	+	+
142. <u>Agiornis murina</u>		-	-	+	-	+	-
143. <u>Agiornis microptera</u>		-	-	+	-	-	-
144. <u>Xolmis irupero</u>		+	-	+	-	+	+
145. <u>Xolmis coronata</u>		-	-	+	-	+	-

Species	P	CN	EP	LI	AI	SA	CO
146. <u>Xolmis cinerea</u>	-	-	+	-	-	-	-
147. <u>Muscisaxicola capistrata</u>	-	+	-	-	-	-	-
148. <u>Knipolegus hudsoni</u>	-	+	+	-	-	-	-
149. <u>Knipolegus aterrimus</u>	-	+	-	-	+	n	
150. <u>Knipolegus striaticeps</u>	+	-	+	+	-	+	
151. <u>Fluvicola pica</u>	+	-	+	-	+	+	
152. <u>Hymenops perspicillata</u>	-	-	+	-	-	-	
153. <u>Satrapa icterophrys</u>	-	-	+	-	-	-	
154. <u>Machetornis rixosus</u>	-	+	+	-	+	+	
155. <u>Casiornis rufa</u>	-	-	+	-	-	+	
156. <u>Myiarchus swainsoni</u>	-	-	+	-	+	+	
157. <u>Myiarchus tyrannulus</u>	+	+	+	+	+	+	
158. <u>Pitangus sulphuratus</u>	+	-	+	+	+	+	
159. <u>Megarynchus pitangua</u>	-	-	+	-	-	-	
160. <u>Myiodynastes maculatus</u>	+	-	+	-	+	+	
161. <u>Empidonomus aurantioatrocristatus</u>	+	+	+	-	+	+	
162. <u>Tyrannus savana</u>	+	-	+	-	+	+	
163. <u>Tyrannus melancholicus</u>	-	-	+	-	+	+	
FAMILIA COTINGIDAE							
164. <u>Pachyramphus viridis</u>	-	-	+	-	-	+	
165. <u>Pachyramphus polychopterus</u>	-	-	+	-	-	+	
166. <u>Xenopsaris albinucha</u>	-	-	+	-	+	+	
FAMILIA PHYTOTOMIDAE							
167. <u>Phytotoma rutila</u>			+	-	-	+	n
FAMILIA HIRUNDINIDAE							
168. <u>Phaeoprogne tapera</u>	-	-	-	-	+		
169. <u>Progne modesta</u>	-	-	-	-	+		
167. <u>Tachycineta leucorrhoa</u>	-	-	+	-	-		
168. <u>Tachycineta meyeri</u>	-	-	-	-	+		
169. <u>Notiochelidon cyanoleuca</u>	-	+	-	-	-		
170. <u>Stelgidopteryx fucata</u>	-	-	-	-	+		
FAMILIA CORVIDAE							
171. <u>Cyanocorax chrysops</u>							
FAMILIA TROGLODYTIDAE							
172. <u>Troglodytes aedon</u>							
173. <u>Thryothorus guarayanus</u>							
FAMILIA MIMIDAE							
174. <u>Mimus saturninus</u>	+	+	+	-	+	n	
175. <u>Mimus triurus</u>	+	+	+	-	+	+	
FAMILIA TURDIDAE							
176. <u>Turdus amaurochalinus</u>							
FAMILIA POLIOPTILIDAE							
177. <u>Polioptila dumicola</u>							

Species	P	CN	EP	LI	AI	SA	CO
FAMILIA MOTACILLIDAE							
178. <u>Anthus lutescens</u>							
FAMILIA VIREONIDAE							
179. <u>Cyclarhis gujanensis</u>		-	+	+	+	+	+
180. <u>Vireo olivaceus</u>		+	-	+	-	-	+
FAMILIA EMBERIZIDAE							
181. <u>Zonotrichia capensis</u>	**	+	+	+	-	+	+
182. <u>Ammodramus humeralis</u>	*	+	-	+	-	+	+
183. <u>Aimophila strigiceps</u>	*	-	+	+	-	+	+
184. <u>Lophospingus pusillus</u>	*	-	+	+	-	+	n
185. <u>Poospiza ornata</u>		-	-	-	-	+	-
186. <u>Poospiza torquata</u>	*	-	+	+	-	+	+
187. <u>Poospiza melanoleuca</u>	*	-	+	+	-	+	+
188. <u>Sicalis flaveola</u>	*	+	-	+	-	+	+
189. <u>Sicalis luteola</u>		-	-	+	-	-	-
190. <u>Emberizoides herbicola</u>		-	+	-	-	-	-
191. <u>Embernagra platensis</u>	*	-	-	+	-	+	+
192. <u>Volatinia jacarina</u>	**	+	+	+	+	-	+
193. <u>Sporophila caerulescens</u>		-	-	+	-	+	-
194. <u>Sporophila lineola</u>		-	-	+	-	+	-
196. <u>Sporophila hypoxantha</u>		-	-	+	-	-	-
197. <u>Tiaris obscura</u>		-	-	-	-	-	+
198. <u>Saltatricula multicolor</u>		+	+	+	-	+	+
199. <u>Coryphospingus cucullatus</u>		+	+	+	+	+	+
200. <u>Paroaria coronata</u>		+	+	+	-	+	+
201. <u>Paroaria capitata</u>		+	-	-	-	-	-
202. <u>Pheucticus aureoventris</u>		-	+	+	+	-	-
203. <u>Saltator caerulescens</u>		-	-	+	-	+	-
204. <u>Saltator aurantirostris</u>		+	+	+	+	+	+
205. <u>Cyanocompsa brissonii</u>		-	+	+	-	+	+
FAMILIA TERSINIDAE							
206. <u>Tersina viridis</u>		-	-	+	-		
FAMILIA THRAUPIDAE							
207. <u>Tachyphonus rufus</u>		+	-	-	-	-	-
208. <u>Piranga flava</u>	**	+	+	+	+	+	+
209. <u>Thraupis sayaca</u>	**	+	+	+	-	+	+
210. <u>Thraupis bonariensis</u>	*	-	+	-	-	+	+
211. <u>Euphonia chlorotica</u>	*	-	+	+	+	-	-
212. <u>Nemosia pileata</u>		+	-	-	-	-	-
FAMILIA PARULIDAE							
213. <u>Parula pitiayumi</u>							
214. <u>Geothlypis aequinoctialis</u>							
FAMILIA ICTERIDAE							
215. <u>Cacicus chrysopterus</u>		-	-	+	-	-	-
216. <u>Cacicus solitarius</u>		-	-	+	-	-	+
217. <u>Icterus cayanensis</u>		-	+	+	-	+	+
218. <u>Icterus jamacaii</u>		-	+	+	+	-	-
219. <u>Leistes superciliaris</u>		+	-	+	-	-	+

Especies	P	CN	EP	LI	AI	SA	CO
220. <u>Agelaius ruficapillus</u>		-	-	+	-	-	-
221. <u>Gnorimopsar chopi</u>		-	-	+	-	-	-
222. <u>Molothrus badius</u>	**	+	+	+	-	+	+
223. <u>Molothrus rufoaxillaris</u>	*	+	-	+	-	+	-
224. <u>Molothrus bonariensis</u>	*	-	+	+	-	+	+
225. <u>Dolichonyx oryzivorus</u>		-	-	+	-	-	-
FAMILIA CARDUELIDAE							
226. <u>Carduelis magellanica</u>	*	+	+	+	-	+	-
FAMILIA PLOCEIDAE							
227. <u>Passer domesticus</u>		-	-	+	-	-	-
TOTAL de ESPECIES		91	109	160	73	136	137

APENDICE II.

OBSERVACIONES SOBRE LOS METODOS DE MUESTREO.

"The little brown blotches."

Aves de bosque, según los ingleses.

A.II.1. Muestreo de avifauna mediante redes de niebla:

Los estudios sobre ensambles de aves son en general complejos por tratarse de animales móviles, a menudo confundidos con su habitat, y por lo tanto, difíciles de observar. Dentro de los métodos de muestreo disponibles (censos, mapeos, transectas, etc., Ralph y Scott 1981, Bibby et al. 1992) uno de los más utilizados en bosques y selvas es la captura mediante redes de niebla (Willson 1974, Karr 1976, Herrera 1982, 1984b, Levey 1988a y b, Blake 1989, Blake and Loiselle 1991, Loiselle y Blake 1991, Poulin et al. 1992, 1993). En general se utilizan redes de 14 m de longitud, con mallas finas (30 a 36mm en general) que se extienden perpendicularmente al suelo hasta aproximadamente 2.5 m de altura. Indicaciones generales para su uso se describen en Karr (1981), Ralph y Scott (1981). Algunas ventajas del método son (Karr 1979, 1981, Levey 1988b, Blake 1989):

- a) No exigen conocimiento previo de la avifauna, y por lo tanto el resultado no depende del entrenamiento del observador.
- b) Permiten obtener mucha información cuantitativa en poco

tiempo.

- c) Es posible realizar muestreos simultáneos en distintas situaciones o habitats de un modo estandarizado y repetible.
- d) Al capturar las aves puede obtenerse información del estado de los individuos, sexo, edad, muda y, de particular interés en el caso de frugívoros, dieta.

Sin embargo algunas de sus desventajas son:

- a) No permiten estimar densidad y sus resultados deben ser interpretados con precaución al estimar abundancias relativas, debido a la distinta capturabilidad de las especies (Remsen y Good 1996). Sin embargo esta limitación es común a gran parte de los métodos para el estudio de vertebrados.
- b) Capturan con mayor frecuencia aves de sotobosque salvo que se instalen sistemas de redes de canopia (método aún más laborioso y caro, Humphrey 1968, Lovejoy 1974).
- c) No funcionan bien en días de lluvia o con fuertes vientos.
- d) Exigen mucho trabajo para su instalación y uso, y habilidad para manipular las aves.
- e) Son caras y, en teoría... materiales de consumo.

Desde el punto de vista del trabajo desarrollado en esta tesis la obtención de datos de dieta resalta entre las virtudes del método; y dado que frutos y frugívoros se concentraron en el sotobosque, la captura sesgada hacia las aves de sotobosque resulto más bien una ventaja que una limitación.

Al usar este sistema de captura es necesario tener en cuenta los siguientes aspectos:

a) Las capturas deben expresarse como tasa de capturas, excepto que el esfuerzo de muestreo sea constante. La medida más frecuente es la de capturas por 100 horas de red, o sea una red trabajando 100 hs. Con este fin es necesario registrar la hora de apertura y cierre de cada red.

b) Las capturas varían con las horas del día y los picos de captura pueden cambiar según la época del año. Es necesario abrir las redes en los horarios de actividad de las aves. En la figura III.3 se observan las diferencias en horario de captura entre los meses de estación seca y húmeda durante 1986-87 en Copo. Una precaución adicional en el bosque chaqueño es cerrar las redes cuando las temperaturas son muy altas. En esas condiciones climáticas las capturas son escasas, y las pocas aves atrapadas mueren en minutos.

c) La frecuencia de tamaños de las aves capturadas difiere entre redes de 30 mm y 36 mm de malla (Figura AII.2) como ha sido reportado por otros autores (Heimerdinger y Leberman 1966), y por lo tanto deben estandarizarse sus proporciones.

vi) Las aves pueden evitar las redes luego de varios días de operación. Este fenómeno es llamado "acostumbramiento" ("net shiness", Lovejoy 1974) y produce disminución en las tasas de captura. Sin embargo, para el bosque en estudio, no existen evidencias de acostumbramiento. Al graficar la tasa de captura acumulada en función de los días no se observa caída en la tendencia de las capturas (Fig. AII.1). El patrón para los años posteriores es similar (Caziani, Protomastro, Lopez de Casenave y Mermoz, en prep.).

A.II.2. Muestreo de la dieta de aves frugívoras.

Los trabajos sobre aves frugívoras han combinado el uso de redes de niebla con diversos métodos para obtener información de los hábitos alimenticios de las aves: lavados de tubo digestivo (Herrera 1982, 1984), recolección de muestras fecales (Loiselle y Blake 1990, Blake y Loiselle 1991), administración de eméticos (Poulin et al 1994a y b, Poulin y Lefebvre 1996) y también la colección del ejemplar. El método de lavado utilizado en esta tesis es una modificación del propuesto por Moody (1970) utilizado extensivamente por Herrera (1982, 1984b). Se emplea una cánula plástica de 2 mm de diámetro unida a una jeringa. La cánula se introduce por el pico hasta la base del estómago y suavemente se hace fluir agua por el tubo digestivo que sale junto con el contenido por la cloaca, hasta que agua que fluye sale limpia. Algunas consideraciones importante sobre el método son:

- a) No es apropiado para aves con molleja musculosa como algunos emberícidos.
- b) No es apropiado para palomas, las cuales sin embargo pueden ser muestreadas llenado de agua el buche con el mismo sistema y presionandolo luego lateralmente. De este modo el ave escupe el agua junto con el contenido del buche y no sufre daños.
- c) Con cierta práctica la mortalidad es baja (5%). Si durante la práctica de un lavado el ave escupe agua, hay que suspender el lavado y retirar la cánula, dejando que el ave sola se restablezca.
- d) Las aves muertas por lavado no tenían restos de alimentos en el tubo digestivo. Los lavados representaron en general todo

el contenido o en su defecto una muestra de gran parte de este.

e) Para obtener una mejor muestra de la dieta hay que recolectar heces que quedan debajo del ave al pie de la red y en la bolsa de tela donde se depositan una vez capturadas (bolsas individuales), esas deyecciones completan la muestra.

f) Una limitación de este método, y todos aquellos que no implican observación directa, es que la probabilidad de detectar semillas que el ave regurgita es baja, porque estas permanecen menos tiempo en el tubo digestivo.

AII.3. Estimación de proporciones de recursos en la muestras de dieta.

En la elección del conjunto de métodos para el estudio de aves frugívoras estuve influenciada por los trabajos de Carlos Herrera (1982, 1984b). Sin embargo Herrera estimaba visualmente los porcentajes de frutos e insectos. Yo quise obtener una medida más objetiva de estas proporciones para lo cual, utilicé una grilla debajo de una caja de Petri donde colocaba el contenido. Luego, bajo una lupa binocular dictaba a un minigrabador los recursos que cubrían los cruces de la grilla (detalle del método de cálculo en el capítulo IV). No se utilizaron métodos de volumen o biomasa debido al pequeño tamaño de estos contenidos. Los métodos de frecuencia se descartaron porque los artrópodos se encontraban en numerosos fragmentos (Rosenberg and Cooper 1990). Además se calculó la proporción de los frutos de las distintas especies como la proporción de semillas. Los frutos más usados por las aves fueron todos uniseminados, algunos que aparecieron en menor abundancia poseían

varias semillas (Rivina humilis y Capsicum chacoensis respectivamente), y dado que fueron poco frecuente las proporciones se calcularon sobre las semillas y no sobre los posibles frutos consumidos.

A.II.4. Muestreo de la disponibilidad de frutos.

Para el análisis de la selección entre frutos y explicar diferencias en su uso entre especies, sitios, etc., es necesario estimar la disponibilidad de frutos. Blake y otros (1990) sugieren utilizar parcelas y contar en ellas el número de frutos.

Sin embargo, a pesar de ser probablemente el mejor método de estimación debe tenerse en cuenta que:

a) Las ofertas raras o las muy agrupadas elevan el número mínimo de muestra a utilizar, hasta puntos insostenibles desde el punto de vista del costo del muestreo a campo. Estas disposiciones espaciales generan distribución de datos marcadamente asimétricas, que puede impedir incluso la comparación entre ofertas aún con métodos no paramétricos, dado que ni siquiera estas pruebas son adecuadas para comparar variables de distribuciones muy disímiles.

b) Más allá de la discusión estadística, difícilmente la mera comparación de la densidad de frutos de, por ejemplo, Celtis pallida (regular) con la de Schinus polygamus (muy agrupada) nos diga algo sobre la enorme diferencia que puede representar para un frugívoro que toma los frutos desde una percha, o para otro con pequeños radios de acción.

c) Los animales muestrean la oferta mucho mejor que los investigadores, ya que de esta evaluación depende directamente

su supervivencia (la del investigador solo indirectamente).
Comunmente frutos con oferta cero en la estimación (y aún considerando las observaciones no sistemáticas) aparecen en las muestras de dieta. Sin embargo siguen siendo las ofertas más abundantes aquellas que conforman el grueso de la dieta.

d) Tengo la impresión de que las diferencias estadísticas significativas tienen realmente gran significación biológica. Más bien creo que el muestreo y análisis de la oferta falla en detectar diferencias (error de tipo II) que si existen en la naturaleza y que son fuerte para los animales.

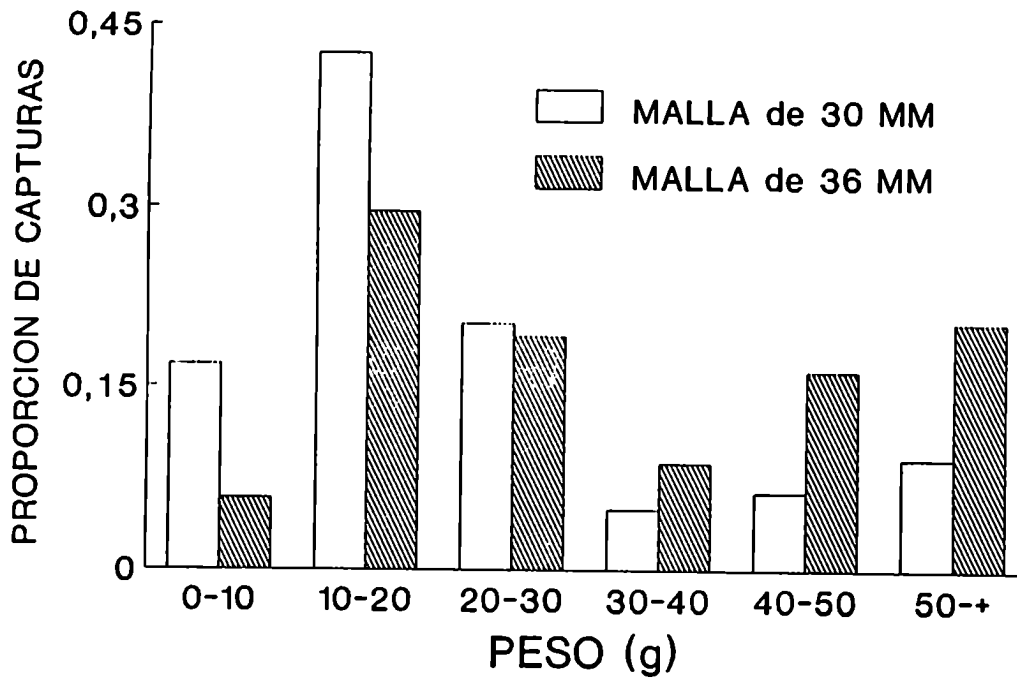


FIGURA A.II.1. Proporción de las capturas de aves de distinto peso en redes de malla de 30 mm y 36 mm. Estación húmeda 1986-87.

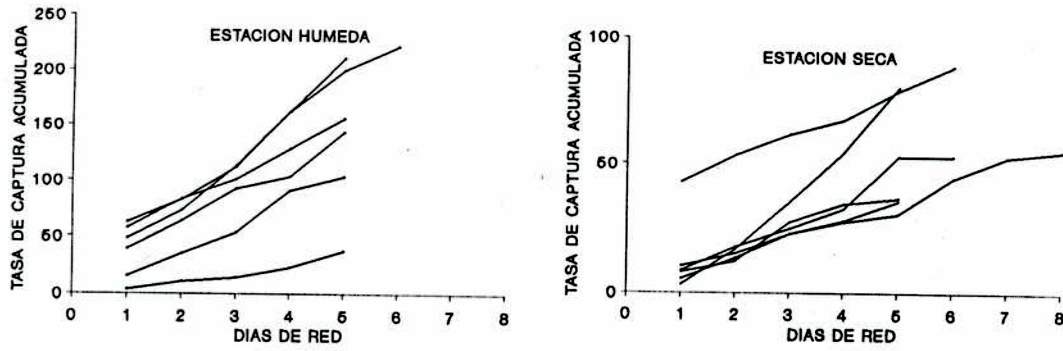


FIGURA A.II.2. Tasa de captura acumulada en función de los días de trabajo de las redes para cada mes, en estación seca y húmeda 1986-87.

SANDRA CAZIANI

V. Protopopescu