

Tesis Doctoral

Selección de sitios de alimentación por aves granívoras en el desierto del Monte

Milesi, Fernando Adrián

2006

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:

Milesi, Fernando Adrián. (2006). Selección de sitios de alimentación por aves granívoras en el desierto del Monte. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Milesi, Fernando Adrián. "Selección de sitios de alimentación por aves granívoras en el desierto del Monte". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2006.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

**SELECCIÓN DE SITIOS DE ALIMENTACIÓN POR
AVES GRANÍVORAS EN EL DESIERTO DEL MONTE**

FERNANDO ADRIÁN MILESI

Director de tesis: LUIS MARONE

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

Lugar de trabajo: Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto,
Departamento de Ecología, Genética y Evolución, FCEyN, UBA

SELECCIÓN DE SITIOS DE ALIMENTACIÓN POR AVES GRANÍVORAS EN EL DESIERTO DEL MONTE

RESUMEN

Se estudió el uso de sitios de alimentación por las aves granívoras en el algarrobal de la Reserva de Ñacuñán (Mendoza, Argentina) en relación a la estructura de la vegetación y a la heterogeneidad de la abundancia de semillas. Mediante observaciones directas y experimentos estacionales de remoción de semillas se determinaron patrones de uso no aleatorios a distintas escalas espaciales y temporales. A escalas grandes, las aves prefirieron los sitios con más cobertura y a menos de 5–10 m de los árboles altos. A escalas pequeñas, los patrones gremiales agregaron las diferencias entre especies y la influencia de la fenología. El consumo predispersivo de semillas fue selectivo en función de la técnica de alimentación (uso de perchas bajas). El consumo posdispersivo no estuvo restringido a microsítios con características determinadas. Las aves exploraron preferentemente los microsítios con características asociadas a una menor abundancia de semillas en el suelo, a pesar de que una serie de experimentos en aviarios mostraron que la medición de esa abundancia es más importante que el uso de claves ambientales u otros factores potencialmente relevantes. La heterogeneidad del banco de semillas parece ser una consecuencia del uso del espacio de las aves (un efecto “desde arriba”) más que una causa (un efecto “desde abajo”).

Palabras clave: aves granívoras, banco de semillas, relaciones tróficas, estructura de la vegetación, selección de hábitat, comportamiento de alimentación, uso del espacio, escalas espaciales y temporales, desierto del Monte, Reserva de Ñacuñán.

SELECTION OF FORAGING SITES BY GRANIVOROUS BIRDS IN THE MONTE DESERT

ABSTRACT

The use of foraging sites by granivorous birds was studied in the algarrobal (mesquite open forest) of the Reserve of Ñacuñán (Mendoza, Argentina) in relation to vegetation structure and the heterogeneity in seed abundance. Non-random patterns of use at different spatial and temporal scales were found by means of direct observations and seasonal experiments of seed removal. At big scales, birds preferred sites with more cover and not farther than 5–10 m from tall trees. At small scales, the patterns at the guild level aggregated the differences between species and the influence of phenology. Pre-dispersal seed predation was selective according to the main foraging technique of the birds (use of low branches). Post-dispersal seed predation was not restricted to microsites with particular characteristics. Birds explored preferentially those microsites with characteristics correlated to low seed abundance in the soil, even when a series of experiments in aviaries showed that the estimation of seed abundance in a microsite is more important than the use of environmental indicators or other potentially significant factors. The heterogeneity of the seed bank seems to be a consequence of the use of space by birds (a “top-down” effect) rather than a cause of it (a “bottom-up” effect).

Key words: granivorous birds, soil seed bank, trophic interactions, vegetation structure, habitat selection, foraging behaviour, use of space, spatial and temporal scales, Monte desert, Reserve of Ñacuñán.

AGRADECIMIENTOS

A Luis Marone por su notable influencia en mi formación, por su dedicación a formar y consolidar un grupo de trabajo motivando los intereses de cada quién, por su apoyo y confianza tenaces y, especialmente, por la paciencia frente a mis excesos en ese denominador que transforma la eficacia en eficiencia. A Javier Lopez de Casenave por ser el “codirector en las sombras” (a partir de su potencial posdoc que resultó parte de este doc), por todas esas tareas, proyectos, pasatiempos y obsesiones compartidas (mal que nos pese), por la tarea editorial (como siempre) y, especialmente, por la amistad cotidiana a 0.001–11000 km. A Víctor Cueto por su asesoramiento y ayuda en el campo, por los intereses compartidos acerca de los pajaritos de Ñacuñán y, especialmente, por todas aquellas cosas de “el manitas del Tío Víctor”. Esta tesis tiene influencias marcadas de los intereses y habilidades de ellos tres (¡y un poco de trabajo también!) y, como tal, espero que la sientan un cachito propia. También les agradezco, como “socios fundadores” de Ecodes, por aquella idea de hace tiempo de que yo podría aportar a constituir el grupo de investigación y resultar uno de “los socios del desierto” (*sensu* elquetejedi). A Alejandra Ribichich y a Gabriela Pirk por la compañía cotidiana y no cotidiana, por todas-las-charlas-todas y por darme siempre su cariño especial y haber sabido recibir el mío. A Eduardo Tomás Mezquida, compañero de varillas, por haber compartido esos tiempos aciagos en Ñacuñán. A Rodrigo Pol, Rafael Gonzalez del Solar y los demás ecodianos por la compañía y ayuda en el campo y a la distancia. A los pasantes a Ñacuñán que me asistieron en algunas de mis tareas durante su estancia (¡o al menos lo intentaron!), especialmente a Mariana Ripoll, Virginia De Francesco, Fernando Miñarro y Martín Zamero. A los otros investigadores a los que alguna vez consulté, en muy distinto grado, sobre alguna cuestión de este trabajo: Norberto Giannini, Philip Dixon, Pablo Picca, Juan Carlos Reboreda, Rodrigo Vásquez y Marcelo Cassini (y si me olvido de alguno, perdón y ¡gracias, también!). Al apoyo institucional de la Universidad de Buenos Aires (Depto. Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales) y del Instituto Argentino de Investigación en Zonas Áridas (IADIZA-CRICYT, Mendoza). Al apoyo económico de CONICET a través de una beca de postgrado, al de la AOP (Aves Argentinas) a través de la Beca Olrog, y al de varias instituciones (especialmente CONICET y ANPCyT) a través de subsidios otorgados a Luis Marone. A María Luisa Bolkovic y a la Cátedra de Ecología de Comunidades que me alojaron en “el 76” (cuando éramos tantos con tan poco). A Patrick Doncaster y a la Universidad de Southampton por haberme dado un lugar y recursos para poder dedicarme a escribir mi tesis en los últimos tiempos. Y, últimamente, a la gente de Junín de los Andes y sus poblados periféricos por haberme (habernos) recibido con tanto entusiasmo y cariño. A mis familias y amigos, por haberme dado lugar y ánimo para que hiciera lo que tuviera ganas, y por haber tolerado amablemente durante tanto tiempo la repetida y aburrida respuesta: “Y... acá estoy... con la tesis”. Y a Lali Guichón por casi todo eso al mismo tiempo (¡casi todo eso al mismo tiempo!). Y, así y todo, especialmente por todo lo demás. Todo.

ÍNDICE

RESUMEN	iii
ABSTRACT	v
AGRADECIMIENTOS	vi
ÍNDICE	ix
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
LA SELECCIÓN DEL AMBIENTE Y DE SUS RECURSOS: PROCESOS Y PATRONES	2
UN GLOSARIO BREVE: HÁBITAT, USO, SELECCIÓN, PREFERENCIA, ESCALA Y NIVEL	4
EL ÁREA DE ESTUDIO	6
EL SISTEMA DE ESTUDIO: LAS SEMILLAS Y LOS GRANÍVOROS	7
<i>Las semillas ... 7 / Los granívoros ... 8 / Las aves granívoras, la estructura de la vegetación y las semillas ... 10</i>	
OBJETIVOS, MÉTODOS Y ESQUEMA DE LA TESIS	12
CAPÍTULO 2. PATRONES DE GRANIVORÍA POR AVES A VARIAS ESCALAS: TÉCNICA OBSERVACIONAL ..	17
INTRODUCCIÓN	17
<i>La definición de la heterogeneidad ... 17 / El análisis centrado en el ave ... 18</i>	
MÉTODOS	20
<i>Caracterización de los microsítios y mesosítios ... 20 / Evaluación de la selectividad de los patrones de uso ... 23</i>	
RESULTADOS	24
<i>Caracterización de la disponibilidad a ambas escalas ... 24 / Sitios de alimentación de las aves granívoras ... 25 / Selección de microsítios de alimentación ... 27 / Selección de mesosítios de alimentación ... 29 / Distancias a cobertura ... 29</i>	
DISCUSIÓN	30
CAPÍTULO 3. PATRONES DE GRANIVORÍA POR AVES A VARIAS ESCALAS: TÉCNICA EXPERIMENTAL ..	35
INTRODUCCIÓN	35
PARTE I. EL USO DE MICROSITIOS DE ALIMENTACIÓN Y SUS CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES Y FLORÍSTICAS	36
MÉTODOS	36
<i>Caracterización de los microsítios ... 38 / Comparación con la categorización a priori de trabajos previos ... 39 / Selección de microsítios de alimentación ... 39</i>	
RESULTADOS	40
<i>Caracterización de los microsítios ... 41 / Comparación con la categorización a priori de trabajos previos ... 42 / Selección de microsítios de alimentación ... 44 / Selección de microsítios controlando el efecto a escala de grilla ... 45 / Selección de microsítios intra-grilla ... 47</i>	
PARTE II. ANÁLISIS ESPACIAL DEL USO DE MICROSITIOS DE ALIMENTACIÓN Y SU RELACIÓN CON LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN	47

MÉTODOS	47
<i>Análisis de la autocorrelación espacial del uso de microsítios y de sus características ...48 / Análisis de la agregación espacial del uso de microsítios y de sus características ...49 / Un modelo de asociación espacial de la remoción con la estructura de la vegetación ...51</i>	
RESULTADOS	52
<i>Autocorrelación y agregación espacial del uso de microsítios ...52 / Autocorrelación y agregación espacial de las características de los microsítios ...54 / Un modelo de asociación espacial de la remoción con la estructura de la vegetación ...56</i>	
PARTE III. INTEGRACIÓN: LOS EFECTOS SIMULTÁNEOS DE LA POSICIÓN Y LA ESTRUCTURA SOBRE EL USO ESTACIONAL Y ANUAL DE LOS MICROSITIOS	57
MÉTODOS	57
<i>El uso de microsítios de alimentación a lo largo del año ...58</i>	
RESULTADOS	59
<i>El uso de microsítios de alimentación a lo largo del año ...60</i>	
PARTE IV. LA INFLUENCIA DE LOS ÁRBOLES ALTOS: ¿SOMBRA O DISTANCIA?	63
MÉTODOS	63
RESULTADOS	65
DISCUSIÓN	66
RESUMEN DE LOS RESULTADOS	66
REMOCIÓN DE SEMILLAS Y LA EVALUACIÓN DE LA GRANIVORÍA	67
EL USO DE LOS MICROSITIOS EN RELACIÓN A SUS CARACTERÍSTICAS: LA ABUNDANCIA DE SEMILLAS EN EL SUELO	68
EL USO DE LOS MICROSITIOS EN RELACIÓN A SU UBICACIÓN: LA INFLUENCIA DE LOS ÁRBOLES ALTOS ..	69
DE LOS PATRONES AL PROCESO: INTEGRACIÓN DE LOS EFECTOS A DISTINTAS ESCALAS	70
RECAUDOS ACERCA DE LA EVIDENCIA EXPERIMENTAL	72
CAPÍTULO 4. MECANISMOS DE SELECCIÓN DE MICROSITIOS DE ALIMENTACIÓN: EXPERIMENTOS EN AVIARIOS	75
INTRODUCCIÓN	75
DISEÑO GENERAL DE LOS EXPERIMENTOS	77
EXPERIMENTO 1: PREFERENCIA EN CONDICIONES SEMI-NATURALES	80
<i>Objetivo y métodos ...80 / Resultados: puesta a prueba de supuestos ...82 / Resultados: selección del sitio de alimentación ...82 / Interpretación ...85</i>	
EXPERIMENTO 2: USO DE CLAVES VS. EVALUACIÓN DEL RECURSO	86
<i>Objetivo y métodos ...86 / Resultados: puesta a prueba de supuestos ...87 / Resultados: selección del sitio de alimentación ...87 / Interpretación ...89</i>	
EXPERIMENTO 3: PUESTA A PRUEBA DE HIPÓTESIS Y EXPLORACIÓN DE FACTORES SECUNDARIOS	89
<i>Objetivo y métodos ...89 / Resultados ...89 / Interpretación ...91</i>	
DISCUSIÓN	91
<i>Acercas del diseño experimental ...93</i>	
CAPÍTULO 5. INTEGRACIÓN DE LOS RESULTADOS, DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES	95
USO DEL ESPACIO POR LAS AVES GRANÍVORAS PARA ALIMENTARSE: INTEGRACIÓN DE LA EVIDENCIA ..	96
LA RELACIÓN ENTRE EL USO DEL ESPACIO Y LA ABUNDANCIA DE SEMILLAS	97
<i>Las semillas influyendo a las aves: efecto espacial “desde abajo” ...97 / Las aves influyendo a las semillas: efecto espacial “desde arriba” ...100</i>	
LAS OTRAS POSIBLES CAUSAS DEL USO SELECTIVO DE SITIOS DE ALIMENTACIÓN	102
CONSECUENCIAS DEL USO DEL ESPACIO	103
<i>El uso del espacio y los modelos para interpretar la importancia de factores interactuantes ...103 / El uso del espacio y la dieta: efectos potenciales de las aves entre especies de semillas ...105</i>	
CONCLUSIONES	107
BIBLIOGRAFÍA	109

paración. Por ejemplo, puede no ser pertinente evaluar el uso del espacio por un individuo considerando como disponibles solo los sitios dentro de su territorio cuando se supone que el territorio puede estar siendo elegido porque dispone de esos sitios (Johnson 1980, pero ver Jones 2001) y eso es parte de la pregunta a responder. Llevado al extremo, intentar ver evidencia de uso sesgado del espacio considerando solo como disponible aquello que es efectivamente usado no tiene sentido, pues anularía la pregunta (a esa escala). Aunque el grado de refinamiento que puede alcanzar una medida correcta de la disponibilidad es muy grande (ver Wolda 1990), ésta sigue siendo una disponibilidad hipotética. Por lo tanto, la deducción de la selección a través del estudio de patrones debe ser iterativa, donde el conocimiento obtenido a partir de una cierta comparación entre el uso y la disponibilidad genere una nueva comparación, corrigiendo los criterios previos o cambiando ligeramente la pregunta.

Si se entiende de esta manera compleja el problema de inferir la selección del ambiente y de sus recursos, queda claro que el diseño experimental de los estudios que intentan contrastar el uso con la disponibilidad constriñe los posibles resultados y conclusiones a obtener a través de su caracterización de la heterogeneidad (Morse 1990). Por ejemplo, agrupar los datos de uso o de disponibilidad, en tiempo o espacio, es determinante del patrón observado (Wiens 1985a). Por lo ya explicado, es claro que resulta esencial analizar la relación entre los organismos y las características del ambiente a varias escalas (Wiens 1981, 1985a, Orians & Wittenberger 1991) para poder identificar cuáles son aquellas asociadas a las decisiones relevantes que toman los individuos. La evaluación de los patrones de uso del ambiente a distintas escalas es simplemente la manera de postular la existencia de los niveles de selección del ambiente y sus recursos. Por otro lado, es claro que los patrones de uso siempre resultarán selectivos a alguna escala o con algún criterio de disponibilidad³, por lo que su estudio resulta informativo si se lo compara con predicciones derivadas de hipótesis acerca de una o más de las causas que influyen en la selección. Así, las escalas deberán estar de acuerdo con la hipótesis de causalidad que se desea poner a prueba (i.e., es la pregunta relevante la que define las escalas pertinentes). Y eso implica, a su vez, conocer previamente los patrones espacio-temporales de los factores que subyacen a esa hipótesis general. Por ejemplo, si la hipótesis es “los individuos usan el espacio en función de la abundancia del alimento”, en-

tonces es necesario tener establecido confiablemente el patrón espacio-temporal de abundancia del alimento (determinando, además, qué constituye “alimento” para el organismo en cuestión). Es claro que esta aproximación involucra profundizar los conocimientos de historia natural a priori.

En este trabajo, entonces, se estudiará la selección de sitios de alimentación a través de la comparación del uso observado versus el esperado si no hubiera selección (o uso aleatorio), intentando tener en cuenta los aspectos discutidos arriba. El enfoque invita a definir, antes de planear y efectuar la comparación, los mecanismos implicados en el proceso de selección a partir del conocimiento del sistema bajo estudio; ese conocimiento es el que permite elegir las variables y escalas más apropiadas para el objetivo planteado.

UN GLOSARIO BREVE: HÁBITAT, USO, SELECCIÓN, PREFERENCIA, ESCALA Y NIVEL

El concepto de “hábitat” es intrínsecamente complicado. El término alude a un lugar donde vive el organismo que es el foco de interés, aunque también se ha usado para designar áreas sin referencia a un organismo en particular. El diccionario (RAE 2001) dice que es un “lugar de condiciones apropiadas para que viva un organismo, especie o comunidad animal o vegetal”. Un “hábitat adecuado” sería solo una redundancia, y “hábitat inadecuado”, una contradicción (Hall & al. 1997). El uso del término en la bibliografía científica es bastante vago y variable, cuando no contradictorio o incorrecto (Block & Brennan 1993, Hall & al. 1997, Corsi & al. 2000, Jones 2001, Morrison & Hall 2002, Dennis & al. 2003), incluso dentro de algunos de los trabajos donde se revisa el uso del término. No está claro si su descripción involucra (o debería involucrar) a todas las condiciones y recursos de un lugar o solo a aquellas que se sabe que lo hacen apropiado para la subsistencia del organismo focal. O si el hábitat sería el espacio con las condiciones necesarias o adecuadas para que el organismo cumpla con todas sus actividades vitales, si sería aquel espacio donde puede satisfacer alguna de sus actividades vitales (pero no necesariamente todas), o si sería aquel donde puede cumplir todas sus actividades vitales durante algún período de tiempo determinado. Por ejemplo, Krebs (2001), que considera que el hábitat está en relación con el nivel de especie, aclara que el lugar puede ser apto permanente o temporalmente. A partir de algunas definiciones no resulta obvio si un lugar con condiciones apropiadas pero actualmente no habitado por el organismo focal, o no disponible temporal o permanentemente, es parte de su hábitat, o si eso depende de la escala temporal (e.g., “hábitat no usado en invierno” vs. “hábitat no usado hace cinco años” vs. “hábitat nunca usado todavía”). Incluso no parece estar claro si considera solo a las características abióticas o incluye también a las bióticas, que claramente influ-

³ Casi todos los trabajos que buscan un patrón de selección parecen poder encontrarlo (98% en el caso de sitios de nidificación: Clark & Shutler 1999), lo que seguramente está influido por el sesgo de publicación de resultados positivos, aún cuando puedan ser resultado de análisis exploratorios o preliminares (Anderson & al. 2001), pero también por el diseño de muestreo (por ejemplo, la manera en que se delimita el universo a partir del que se obtienen muestras de sitios disponibles o no usados) y por la técnica estadística empleada.

yen sobre la aptitud de un sitio (Mitchell 2005), o si debe basarse solo o fundamentalmente en la distribución de los recursos (Dennis & al. 2003). O si se trata de una porción de terreno (representable en coordenadas cartesianas) o de un espacio abstracto (definido por ciertas variables ambientales) (Corsi & al. 2000). Según la definición que se use de cada uno de ellos, resulta difícil delimitar o distinguir los conceptos de hábitat y de nicho (Whittaker & al. 1973, Hurlbert 1981, O'Neil & Carey 1986, Dennis & al. 2003, Mitchell 2005). Para el caso de las aves, por ejemplo, un punto relevante es si "hábitat" incluye o no a la descripción de la vegetación (cuando el organismo en foco es un animal) y de qué manera (con qué intención) se la describe. La vegetación suele incluirse como una descripción relevante por sus propiedades físicas (soporte, estructura) o como un subrogante de los recursos allí disponibles (alguien podría decir que considerar solo las características físicas ya es un subrogante suficiente tanto de la vegetación como de los recursos). Por último, "hábitat" suele tener, al menos para los que estudian aves, una connotación de una cierta escala espacial, probablemente por la asociación entre "tipo de hábitat" y "tipo de vegetación" (asociaciones o comunidades vegetales; Hall & al. 1997) y la idea de la relación estrecha entre las aves y la vegetación. Esta asociación incorrecta con una cierta escala en particular ocurre de manera similar con el término "paisaje" (Kotliar & Wiens 1990, Allen 1998). "Macrohábitat" y "microhábitat", aunque relativos uno al otro, también suelen tener una connotación de escala o de nivel de selección (Morris 1987, Block & Brennan 1993, Krausman 1999).

En esta tesis, y dado que el de "hábitat" es un "grupo de conceptos" más que un concepto en sí (Morrison & Hall 2002), se utilizará el término "sitio", menos ambicioso, para referirse a un lugar en el espacio y "tipo de sitios" para referirse a un conjunto de ellos que comparten una o algunas características. Esas denominaciones exigen hacer inmediatamente explícitas las características y la escala a las que se quiere hacer referencia. Los tamaños relativos de sitios descriptos a distintas escalas se mencionarán usando prefijos como "micro" y "meso" (e.g., ver el uso de *microplot*, *mesoplot* y *macroplot* en Sedgwick & Knopf 1992). Su uso, su aptitud y la relación entre la descripción propuesta y las causas de su selección son todos claramente hipotéticos (en particular son las hipótesis más importantes a poner a prueba en esta tesis). Para referirse a abstracciones a partir de esos sitios, se mencionará directamente qué recursos o condiciones se están implicando. El término "hábitat" sólo se empleará en referencia a trabajos ajenos en donde se lo ha usado y/o donde no es pertinente interpretar a qué definición particular se hizo referencia.

Algo similar ocurre con los términos "uso" (de hábitat, de recursos, del espacio), "selección" y "preferencia" (Thomas & Taylor 1990, Block & Brennan 1993, Jones 2001). En la mayoría de los casos está cla-

ra la diferencia entre el proceso de elegir un área y el patrón espacial o temporal que resulta de ese proceso. Sin embargo, los términos se usan de manera confusa. "Selección" suele emplearse para referirse al proceso y no al patrón, al que se denomina "uso" (Hall & al. 1997), aunque no está claro si esa definición integra inexorablemente su relevancia evolutiva (e.g., Clark & Shutler 1999, Jones 2001). "Uso" también puede hacer referencia a "la manera" en que un individuo o especie usa el hábitat (Jones 2001), y entonces serían los "patrones de uso" aquellos accesibles por comparación entre sitios con presencia y sitios con ausencia o disponibles. "Uso selectivo" sería aquel patrón que refleja un proceso de selección (Johnson 1980). Por cómo se lo ha utilizado en la bibliografía, "uso" sería más bien descriptivo de una situación particular, mientras que "selección" sería bastante más ambicioso, tratando de entender el proceso en términos de mecanismos, a distintas escalas, en su contexto evolutivo (e.g., Bergin 1992). Por su parte, el término "preferencia" se usa para referirse al patrón de uso desproporcionado (en exceso) respecto a la disponibilidad (Hall & al. 1997, Krausman 1999) o bien como un sinónimo de "selección" (Block & Brennan 1993). También se ha propuesto que se restrinja para hacer referencia al uso desproporcionado de un recurso pero solo ante ofertas o disponibilidades equivalentes (Johnson 1980), ya que usualmente el uso y la selectividad de un ítem o recurso dependen del número y abundancia de las alternativas (e.g., selección dependiente de la frecuencia: Allen 1988, Church & al. 1997, Allen & al. 1998, Weale & al. 2000; preferencia dependiente del contexto: Bateson 2002, Shafir & al. 2002). Este último uso de "preferencia" quedaría restringido mayormente a situaciones experimentales en las cuales se pueda controlar la oferta de recursos, ya que es muy difícil asegurar disponibilidades equivalentes a campo. Morrison & Hall (2002) usan "preferencia" con sentidos diferentes según se trate de preferencia de hábitat (como uso desproporcionado respecto a la disponibilidad) o de preferencia de recursos (la chance de que sea usado al ofrecerse en disponibilidades equivalentes respecto a otro/s).

En esta tesis se utilizará el término "selección" como aquel proceso de decisiones comportamentales que resultan en un cierto "uso", del cual se observa un patrón. Si ese patrón difiere de lo que se define como disponibilidad, entonces se trata de un "patrón selectivo" o de "uso selectivo". Si ese patrón selectivo implica un mayor uso que lo se espera en función de la medida de disponibilidad, entonces se hablará de "preferencia", o de que los organismos "prefieren"; de lo contrario, de "evitación" o de que los organismos "evitan" (aunque, como ya se explicó, la evidencia es la relación entre los patrones, a partir de lo cual se hipotetiza acerca del proceso).

Por último, en este trabajo se mantendrá una diferencia entre el uso de "escala" y "nivel" (ver Kotliar

& Wiens 1990, O'Neill & King 1998, Morrison & Hall 2002). “Escala” se referirá a la resolución y el tamaño (dimensiones físicas) de la medición o de la descripción de los patrones, mientras que “nivel” se utilizará cuando se haga referencia a un estrato o “escalón” dentro de una organización jerárquica (hipotética) del proceso de selección⁴. A su vez, se utilizarán “grano” y “extensión” para referirse a los componentes de la escala de observación: el primero es la mínima unidad espacial o temporal que se considera homogénea (como un píxel en las imágenes digitales), y el segundo es el área, período de tiempo o conjunto de observaciones que se están teniendo en cuenta. Por ejemplo, si se toman medidas de cobertura de la vegetación en 100 parcelas de 1 m de lado dispuestas en un campo de 10 ha, el grano está determinado por el tamaño de las parcelas, y la extensión, por el campo. Es esperable que los patrones detectados sean dependientes de (ambos componentes de) la escala, y que la variabilidad entre esos patrones nos brinde evidencia de qué escalas están asociadas con un determinado nivel de selección del ambiente. Por ejemplo, si se observan patrones similares de los organismos a la heterogeneidad espacial asociada con granos de 0.25 m², 0.5 m² y 1 m² (que involucran un mismo parámetro observado y un mismo tipo de respuesta, e.g., el uso de aquellos parches con más semillas), entonces se puede proponer la existencia de un nivel de selección (en el cual la densidad de semillas es relevante). Este uso de nivel, en el contexto de la selección del espacio, es similar a lo que se ha denominado “dominio” de las escalas (Wiens 1989), es decir una hipótesis sobre el rango de escalas en las cuales un mismo proceso (o una parte de un proceso complejo) es relevante y/o produce un mismo patrón. El mismo nivel de selección (involucrando un mismo tipo de proceso, e.g., la selección de sitios de alimentación en función de la abundancia de alimento) probablemente estará asociado con otras escalas al cambiar de organismo (Allen 1998).

EL ÁREA DE ESTUDIO

Este trabajo se llevó a cabo en la Reserva del Hombre y de la Biosfera de Ñacuñán (34°03'S, 67°54'O), ubicada en la porción central del desierto del Monte (Cabrera & Willink 1980), en la provincia de Mendoza, Argentina (FIGURA 1.1). Lopez de Casenave (2001) describe con mucho detalle las características físicas, geomorfológicas, climáticas, biogeográficas, históricas y de la vegetación del desierto del Monte y de la Reserva de Ñacuñán. Aquí solo se mencionarán brevemente aquellos aspectos que resultan más relevantes para este trabajo.

⁴ Nótese que este uso del término “nivel” lo asocia a una jerarquía, pero no exclusivamente a la de organización de los sistemas naturales (e.g., nivel individual, poblacional, comunitario); está probablemente más relacionado con lo que Allen (1998) llama “nivel de observación”.

La Reserva de Ñacuñán, ubicada en el centro-este de la provincia de Mendoza, tiene una superficie de 12800 ha y está mayormente libre de pastoreo por ganado y otras actividades humanas significativas desde principios de la década de 1970. La mayor parte de la reserva es una llanura suavemente ondulada, con una altura promedio de 540 m sobre el nivel del mar, de suelos limo-arenosos pobres en materia orgánica y sin cursos de agua permanentes. El clima es árido-semi-árido de estacionalidad marcada, con veranos cálidos y relativamente lluviosos (el 78% de las precipitaciones ocurren en primavera-verano) e inviernos fríos y secos. La temperatura promedio anual es de 15.6 °C, con registros de máxima absoluta de 42.5 °C y mínima absoluta de -13 °C. La oscilación diaria de la temperatura es muy grande (promedio 16.2 °C), con importantes diferencias de temperatura del suelo entre sitios

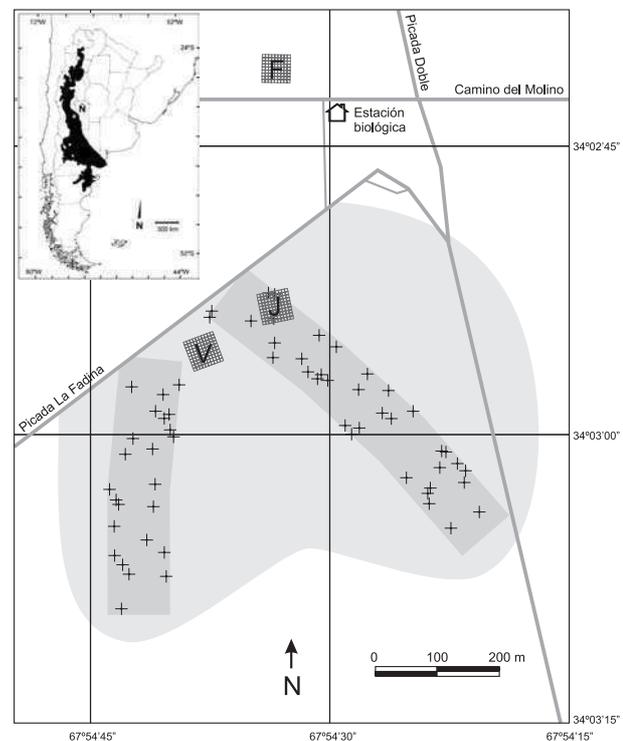


FIGURA 1.1. Área de estudio dentro del algarrobal de la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán (Mendoza, Argentina). En el recuadro se muestra la posición de Ñacuñán (círculo blanco señalado con “Ñ”) dentro del desierto del Monte (en negro, definido con los criterios presentados por Lopez de Casenave 2001). En la figura principal se muestran: en gris claro, el área aproximada donde se buscaron aves alimentándose (CAPÍTULO 2) y donde se colocaron los aviarios de campo (EXPERIMENTO 1, CAPÍTULO 4); en gris oscuro, el área usada para determinar la disponibilidad de micro y mesosítios (CAPÍTULO 2), con las cruces señalando la ubicación aproximada de los micro y mesosítios ubicados al azar; los cuadrados señalados como “F”, “J” y “V”, las grillas usadas para los experimentos de oferta de semillas del CAPÍTULO 3. También se presentan los principales caminos y picadas periféricos, y la ubicación de la estación biológica.

expuestos y a la sombra de la vegetación (Lopez de Casenave & Milesi, datos no publicados). El promedio de precipitaciones anuales registrado en la reserva es de 333.6 mm, aunque varía mucho y erráticamente entre años (192.6–532.8 mm). El período durante el cual se realizó el trabajo de campo de esta tesis presentó valores de precipitación anual superiores al promedio histórico. Las lluvias en el verano son cortas e intensas (frecuentemente asociadas con tormentas eléctricas y granizo), mientras que en el invierno son suaves y de mayor duración. El balance hídrico es deficitario a lo largo de todo el año.

El tipo de ambiente predominante en la reserva es el algarrobal (FIGURA 1.2), un bosque abierto de algarrobos (*Prosopis flexuosa*) de hasta unos 10 m de altura (altura [promedio \pm EE]: 3.73 ± 0.41 m, diámetro del follaje: 5.22 ± 0.60 m, $n = 24$; Mezquida, datos no pu-



FIGURA 1.2. Vista del algarrobal de Ñacuñán, con varios de los elementos característicos de su vegetación. Al fondo, un algarrobo (*Prosopis flexuosa*), la única especie que excede frecuentemente los 4 m de altura. Más adelante, dos arbustos: zampa (*Atriplex lampa*), a la izquierda, y jarilla (*Larrea divaricata*), a la derecha; esta última es la especie de mayor cobertura de este ambiente. En primer plano, un ejemplar joven de chañar (*Geoffroea decorticans*) rodeado de un subarbusto (*Lycium* sp.). También pueden verse algunas gramíneas, creciendo tanto junto a la vegetación leñosa como aisladas, y una importante superficie de suelo descubierto.

blicados) dispersos en una matriz de arbustos altos. El principal arbusto es la jarilla *Larrea divaricata*, con follaje abierto y ramas casi verticales y algo gráciles, que puede alcanzar los 3 m de altura (altura: 2.05 ± 0.05 m, diámetro del follaje: 2.38 ± 0.07 m, $n = 166$; Mezquida, datos no publicados). Otras plantas leñosas frecuentes son el chañar (*Geoffroea decorticans*), un árbol delgado que alcanza los 3 m de altura en el área de estudio (altura: 2.0 ± 0.1 m, diámetro del follaje: 1.2 ± 0.1 m, $n = 122$; Mezquida 2004), y varios arbustos que frecuentemente superan el metro de altura: atamisque (*Capparis atamisquea*), piquillín (*Condalia microphylla*) y zampa (*Atriplex lampa*). También hay algunos arbustos bajos (“subarbustos”), usualmente de menos de 1 m de altura (*Lycium* spp., *Verbena aspera* y *Acantholippia seriphioides*). La cobertura de gramíneas es importante y en su gran mayoría se trata de plantas perennes, cespitosas y de metabolismo C4 (*Pappophorum* spp., *Trichloris* sp., *Setaria* sp., *Digitaria* sp., *Sporobolus* sp., *Aristida* spp.). Las dicotiledóneas herbáceas, anuales o bienales (e.g., *Chenopodium papulosum*, *Phacelia artemisioides*, *Sphaeralcea miniata*, *Parthenium hysterophorus*, *Glandularia mendocina*, *Lappula redowskii*, *Plantago patagonica*, *Descurainia* sp., *Conyza* spp.), presentan una cobertura muy variable entre estaciones, años y zonas, pero usualmente es menor que la de las gramíneas (Marone 1990). La nomenclatura sigue a Roig (1981), que también se utilizó para identificar a la mayoría de las plantas. Una descripción de las características y heterogeneidad de la vegetación en el algarrobal forma parte de los resultados de esta tesis, que se presentarán oportunamente (CAPÍTULOS 2 y 3).

Otro ambiente de superficie considerable en la reserva es el “jarillal”, dominado por la jarilla *Larrea cuneifolia*, que ocupa franjas intercaladas en el algarrobal. La principal diferencia de la vegetación con el algarrobal, además de la especie dominante de jarilla, es la reducida frecuencia de otros arbustos y árboles (e.g., *Prosopis flexuosa* tiene una densidad muy baja, con árboles aislados). Esto lo hace un ambiente más homogéneo, con heterogeneidad espacial horizontal y estratificación vertical menores que el algarrobal.

EL SISTEMA DE ESTUDIO: LAS SEMILLAS Y LOS GRANÍVOROS

Las semillas

Dentro del algarrobal las semillas están distribuidas en forma heterogénea, espacial y temporalmente, con importantes diferencias taxonómicas. Las variaciones espacio-temporales de la distribución de las semillas en este mismo lugar han sido analizadas en detalle recientemente (Marone & Horno 1997, Marone & al. 1998, Marone & al. 2004). Los dos tipos de variación (temporal y espacial) no son independientes entre sí, especialmente para el caso de las semillas de gramíneas, pero los patrones de abundancia y composición del banco de semillas del suelo son bastante predecibles

en función de la estructura de la vegetación y del tipo de cobertura del suelo.

La variación temporal en la disponibilidad de semillas difiere ligeramente entre años, pero el patrón general es que la producción de semillas comienza en la primavera. La abundancia de semillas sobre las plantas herbáceas (las aves se alimentan fundamentalmente de semillas de herbáceas; Lopez de Casenave 2001), o “semillas en pie”, es mayor desde comienzos de la primavera hasta verano para las hierbas dicotiledóneas, y desde la primavera hasta otoño para las gramíneas (Marone & al. 1998). La dispersión primaria, por lo tanto, comienza en primavera y a principios de verano, respectivamente, y hacia principios de invierno ya prácticamente ha finalizado. En general, entonces, la acumulación máxima de semillas en el banco del suelo se produce en el invierno, y el mínimo es a principios de verano (Marone & Horno 1997, Marone & al. 2004).

El patrón espacial responde, en sus generalidades, a lo habitualmente observado en otros sistemas desérticos: la mayor cantidad de semillas se acumula bajo la cobertura leñosa y en las irregularidades o huecos del suelo expuesto (Nelson & Chew 1977, Reichman 1984, Price & Reichman 1987, Kemp 1989, Chambers & MacMahon 1994, Guo & al. 1998). Pero ese patrón, al menos en Ñacuñán, tiene un componente taxonómico adicional (gramíneas vs. dicotiledóneas herbáceas) que no ha sido reportado aún para otros desiertos (Marone & al. 2004), y que se sintetiza en la FIGURA 1.3. La mayor parte (70%) de las semillas de gramíneas caen al suelo en los sitios expuestos, sin cobertura leñosa (Marone & al. 1998). Dentro de esos sitios, las semillas de gramíneas medianas y grandes (las preferidas por las aves granívoras; Cueto & al. 2001, en prensa) suelen entrar al banco de semillas por los micrositios con cobertura de gramíneas, pero *Sporobolus cryptandrus*, con semillas muy pequeñas, lo hace mayormente por los micrositios sin ninguna cobertura vegetal (Marone, datos no publicados). Por lo tanto, si bien el número de semillas que cae en uno y otro micrositio es similar, el ingreso de la mayor parte de la biomasa de semillas de gramíneas está asociado a los micrositios con cobertura de gramíneas, de acuerdo con la típica relación de la dispersión de semillas con la distancia desde la planta parental (Chambers & MacMahon 1994, Nathan & Muller-Landau 2000). Ese patrón de entrada de semillas al suelo (o banco de semillas “potencial”) no se mantiene así en el tiempo (en el banco de semillas “realizado”) ya que existe una disminución más acentuada de la abundancia de semillas de gramíneas en los microhábitats expuestos que en aquellos protegidos por el dosel de árboles y arbustos (Marone & Horno 1997, Marone & al. 1998a, 1998b, 2004). Esto puede explicarse solo parcialmente a partir de la redistribución por viento y agua, ya que la cantidad de semillas disminuye a la escala de todo el algarrobal así como en las depresiones donde se acumulan y de las cuales no suelen ser desplazadas por esos agentes físi-

cos (Marone & al. 2004). La mayor parte de las semillas de hierbas dicotiledóneas, por el contrario, ingresa al banco del suelo por los micrositios con cobertura de árboles y arbustos y permanece relativamente estable a lo largo del año, siendo siempre mucho más abundantes bajo el dosel, asociadas a la presencia de mantillo (Marone & al. 2004). En esos micrositios se observa la mayor proporción de germinación y supervivencia de las hierbas dicotiledóneas (Marone & al. 2000a). En general, entonces, parece haber una correlación entre los patrones de distribución entre sitios bajo y alejados de los árboles de plantas adultas y de semillas en el suelo para varias especies de hierbas y gramíneas, aunque no está claro en qué grado cada uno de ellos determina al otro (Marone & al. 2004).

Los granívoros

En esta tesis se estudian los patrones de selección de sitios de alimentación de las seis principales especies de aves granívoras de Ñacuñán (FIGURA 1.4): los emberízidos *Zonotrichia capensis*, *Saltatricula multicolor*, *Poospiza ornata*, *Poospiza torquata*, *Diuca diuca* y *Phrygilus carbonarius* (Marone 1992b, Marone & al. 1997, Lopez de Casenave 2001). Se trata de especies de pájaros pequeños, de 13–25 g, y todas forman parte del núcleo

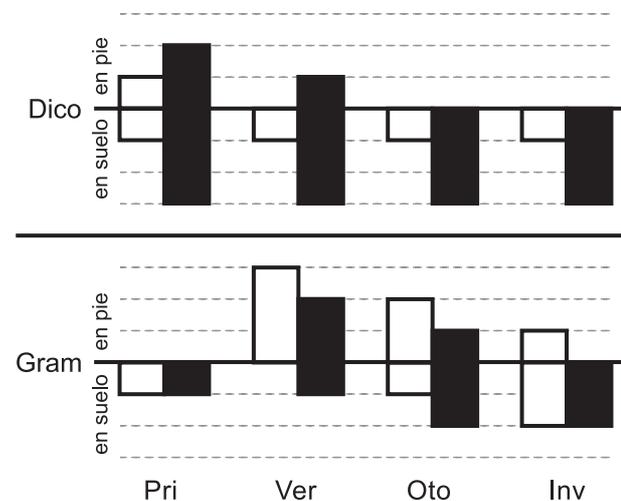


FIGURA 1.3. Esquema simplificado de la abundancia de semillas en el algarrobal de Ñacuñán a lo largo de las estaciones del año en función del tipo de semilla (Dico: hierbas dicotiledóneas; Gram: gramíneas), de su posición vertical (en pie: antes de la dispersión; en suelo: después de la dispersión) y de su posición horizontal (negro: micrositios con cobertura leñosa, en particular bajo árboles; blanco: micrositios expuestos o sin cobertura leñosa, en particular aquellos desprovistos de vegetación). El alto de las barras está en relación con la abundancia relativa de semillas para cada grupo taxonómico por separado, representada en cuatro categorías: máxima, media, baja y muy baja (sin barra). Para lograr un esquema simplificado se han obviado una serie de detalles no despreciables como la variabilidad entre años y entre especies de cada grupo; para más detalles, ver el texto y los trabajos originales allí citados.



FIGURA 1.4. Las seis principales especies de aves granívoras de Ñacuñán. De izquierda a derecha, arriba: *Zonotrichia capensis* (Chingolo, alimentándose en el mantillo), *Saltatricula multicolor* (Pepitero Chico, buscando semillas en el suelo) y *Phrygilus carbonarius* (Yal Carbonero, macho con plumaje invernal); abajo: *Diuca diuca* (Diuca Común), *Poospiza ornata* (Monterita Canela, solo presente en la época estival) y *Poospiza torquata* (Monterita de Collar, granívora predispersiva durante la época invernal).

estable del ensamble de aves de Ñacuñán (Lopez de Casenave 2001). Hay otras aves en la reserva que pueden consumir semillas, pero son accidentales u ocasionales, su abundancia es extremadamente baja dentro del algarrobal, no se alimentan allí y/o están restringidas a los alrededores de las construcciones humanas (Marone 1992a, 1992b, Marone & al. 1997, Lopez de Casenave 2001): *Columba maculosa*, *Zenaida auriculata*, *Columbina picui*, *Passer domesticus*, *Sporophila caerulescens*, *Catamenia analis*, *Sicalis flaveola*, *Phrygilus gayi*, *Lophospingus pusillus*, *Carduelis magellanica*, *Molothrus bonariensis* y *Molothrus badius*.

La importancia relativa de las especies de aves granívoras como consumidores de semillas en Ñacuñán es variable a lo largo del año, debido tanto a cambios en sus abundancias como en sus dietas (Marone 1992a, 1992b, Marone & al. 1997, Lopez de Casenave 2001). *Poospiza ornata* es una especie migrante que nidifica en la reserva y está presente entre primavera y principios de otoño. *Poospiza torquata* está presente todo el año pero cambia su dieta granívora durante la época estival, cuando pasa a comer artrópodos en el follaje de algarrobos y jarillas. *Phrygilus carbonarius* tiene una abundancia muy variable entre años, aunque suele ser más abundante en invierno. Tres de las subespecies de *Zonotrichia capensis* han sido descritas para Ñacuñán (*Z. c. australis*, *Z. c. chloris* y *Z. c. hypoleuca*); la primera de ellas es migrante y está presente en la reserva en otoño e invierno, aumentando notablemente la abundancia de la especie. *Saltatricula multicolor* es más estable temporalmente, aunque algo más abundante durante la época

estival. Lo mismo sucede con *Diuca diuca*, aunque esta especie podría poseer poblaciones con distinto grado de movilidad, como ocurre con *Z. capensis*. En términos generales, y si bien la evidencia es indirecta, parece que la mayoría de estas especies constituyen poblaciones abiertas, en el sentido de que reciben individuos estacionalmente. Se ha encontrado que la abundancia de aves granívoras varía entre ambientes con diferente estructura de la vegetación (algarrobal vs. jarillal) durante la estación reproductiva, pero no durante el invierno, lo que ha sido adjudicado a la mayor disponibilidad de sustratos de nidificación en el algarrobal en relación al jarillal, dado que la disponibilidad de semillas es similar (Marone & al. 1997). Varias de las especies incorporan artrópodos y frutos en sus dietas en diferentes proporciones, especialmente en primavera-verano, aunque siempre su incidencia es baja (Lopez de Casenave 2001).

En el área también hay otros organismos granívoros. Durante primavera y verano las hormigas son las que remueven la mayor cantidad de semillas cuando éstas son ofrecidas experimentalmente en el algarrobal (Lopez de Casenave & al. 1998). Si bien varias especies de hormigas oportunistas provocan parte de esa remoción, algunas son granívoras especialistas. En particular, las especies del género *Pogonomyrmex* tienen una dieta casi absolutamente basada en semillas de gramíneas (Pirk & al. 2004, Pirk & Lopez de Casenave en prensa), las que también son preferidas frente a otras semillas en experimentos de oferta (Pirk & Lopez de Casenave, datos no publicados). El efecto espacial

de la remoción de semillas por las hormigas granívoras ha sido comprobado en algunas especies norteamericanas, las cuales poseen colonias bastante más numerosas. Recientemente se han iniciado estudios locales sobre la disposición de colonias, el uso del espacio y el efecto de las hormigas granívoras sobre el banco de semillas. El otro taxón granívoro presente es el de los roedores, los cuales son capaces de remover semillas comerciales ofrecidas experimentalmente, en especial durante otoño e invierno (Lopez de Casenave & al. 1998, Giannoni & al. 2001, Sassi & al. 2004). No obstante, su dieta sería más bien omnívora, con cierta tendencia a la granivoría en algunas especies (Campos & al. 2001, pero ver Marone & al. 2000b y Giannoni & al. 2005), y usualmente orientada a semillas grandes (Taraborelli & al. 2003, Sassi & al. 2004), de un tamaño que en, este ambiente, solo alcanzan las de algunos arbustos y árboles.

Las aves granívoras, la estructura de la vegetación y las semillas

La búsqueda de una relación entre los organismos y la vegetación suele ser el punto de partida de los trabajos de uso del hábitat por aves (veánse, por ejemplo, los diferentes capítulos en Cody 1985b y en Verner & al. 1986). Desafortunadamente, muchas veces son también el fin último. Esta aproximación, en parte inducida por nuestra propia percepción de la fisonomía de la vegetación como componente ineludible de la heterogeneidad espacial, ha tenido una enorme influencia en el desarrollo de la ecología y de la etología. La consideración de la estructura de la vegetación como el factor directo o subrogado del uso del espacio es omnipresente en estudios de campo y modelos de selección de hábitat (e.g., Willson 1974, Pulliam & Mills 1977, Short & Williamson 1986, Knopf & al. 1990, Martín 1998), y se emplea también como herramienta en el ámbito aplicado para evaluar o predecir la calidad de un sitio como hábitat para las aves o para usar a una variable como indicadora de la otra (e.g., los modelos de índices de aptitud del hábitat en Verner & al. 1986, Saab 1999; ver Milesi & al. 2002). Dentro de una cierta área la vegetación normalmente no se encuentra dispuesta en forma homogénea a alguna escala, y dado que las aves mantienen una relación más o menos estrecha con la vegetación (e.g., alimento, nidificación, percha, refugio) se espera que haya un uso no azaroso del espacio por las aves (a esa escala). La asociación de las aves con la estructura o disposición de la vegetación o con ciertas especies de plantas es un resultado habitual, a varias escalas (distribución regional o entre ambientes: e.g., Knopf & al. 1990, Marone & al. 1997, Cueto & Lopez de Casenave 1999, 2000, Gutzwiller & Barrow 2002; entre parches de nidificación o alimentación: e.g., Pulliam & Mills 1977, Schluter 1988, McCallum & Gelbach 1988, Sedgwick & Knopf 1992, Braden & al. 1997, Rotenberry & Wiens 1998, Beck & George 2000, Cueto & Lopez de

Casenave 2002, Mezquida 2004). A veces se considera que la vegetación puede ser la variable elegida *per se* (e.g., soporte para nido, técnica de alimentación), pero usualmente se la interpreta como una clave cuya importancia radica en la correlación con otras variables que sí son las importantes como causas últimas, como la disponibilidad de alimento (e.g., Blenden & al. 1986, Brush & Stiles 1986, Hutto 1990, Keane & Morrison 1999) o el riesgo de predación (e.g., Pulliam & Mills 1977, Mezquida 2004). Otra posibilidad es que simplemente sea un correlato espurio que nos permite identificar ciertas asociaciones que, sin embargo, no juegan ningún rol como causa próxima del comportamiento de selección de las aves (e.g., cuando el ave se está guiando por la medición directa del recurso).

Como ya se mencionó, es conveniente encarar un estudio sobre la selección del ambiente o de sus recursos por un organismo con una cierta hipótesis sobre los factores causales y conociendo sus patrones de heterogeneidad. En el algarrobal de Ñacunán, la estructura de la vegetación está asociada a una compleja distribución espacio-temporal de las semillas, pero en términos generales los sitios con cobertura leñosa tienen mayor cantidad de semillas disponibles en el suelo (FIGURA 1.3). El estudio del uso del espacio por las aves a escala de micrositio permitiría no solo establecer la relación aves-estructura sino también interpretarla en función de la abundancia y variabilidad del alimento. Las aves pueden estar usando el espacio en función de la disponibilidad de su alimento (i.e., un efecto espacial “desde abajo”), pueden estar causando la heterogeneidad detectada en la abundancia de semillas (i.e., un efecto espacial “desde arriba”) o bien pueden estar usando el espacio en respuesta a otros factores, opciones que no son mutuamente excluyentes.

Las claves asociadas a los micrositos con diferencias en la cantidad y calidad de semillas son suficientemente notables como para suponer que las aves podrían usarlas para guiar su búsqueda de alimento (como se encontró que hacen los mamíferos: Schmidt & Brown 1996, WallisdeVries & al. 1999). Podría esperarse, entonces, que las aves granívoras tengan una respuesta más o menos estereotipada por la cual usan preferente o exclusivamente los sitios con cobertura leñosa de árboles y arbustos. Aunque esta predicción parece intuitiva, el razonamiento completo para esperar estos patrones es algo más complicado, pues puede involucrar distintos niveles (e.g., causas últimas y próximas, adaptación evolutiva y ajuste comportamental, ver arriba) y supuestos accesorios de distinta plausibilidad. Una versión sencilla del razonamiento que sostiene esa predicción bajo un supuesto adaptativo podría ser que aquellos individuos que buscan semillas en los sitios donde más hay (o son de mejor calidad) tienen una ventaja en términos de éxito reproductivo frente a los que busquen al azar, ya que podrán asignar mayor cantidad de energía a la reproducción y/o mejorar su supervivencia. Si el patrón de mayor disponibilidad de semillas en asociación con cierta clave ambiental (como

la cobertura de plantas leñosas) fuera “confiable”, los individuos que dirijan su búsqueda hacia esos sitios obtendrán esa ventaja reproductiva y, si esa característica de búsqueda tiene un componente heredable, se espera que el comportamiento se fije en la población dado cierto tiempo. Suponiendo que esa asociación también se mantuvo de la misma manera en el pasado, este proceso produciría un patrón de uso del espacio sesgado hacia los sitios con la característica que aseguró a los ancestros una mayor eficiencia en la búsqueda de alimento. El vínculo entre los comportamientos observados en el presente y su relevancia evolutiva es claramente un supuesto. Aunque se pueden hacer especulaciones adaptativas consistentes con la evidencia disponible imaginando las características de un antecesor y de las respuestas a las presiones de selección en el pasado (como el razonamiento anterior o, e.g., el de Pulliam & Mills 1977), no es posible obtener evidencia directa sobre ese proceso. Además, la capacidad de observar un vínculo entre el uso de sitios de alimentación a escalas pequeñas y su contribución a la adecuación de las aves en el presente (i.e., entre las causas próximas y la relevancia para las causas últimas) es mínima, pues ésta integraría infinidad de decisiones sobre en qué micrositio alimentarse (y, además, se espera que esté afectada por otras decisiones comportamentales, variables y contingencias)⁵. Evaluar las respuestas numéricas de las aves granívoras en función a su alimento es usualmente muy complicado (Stephens & al. 2003); a escalas pequeñas, además, esa aproximación encuentra el problema de que el sistema resulta extremadamente abierto. El modelo planteado a estas escalas (las relacionadas con lo que Jaenike & Holt 1991 llaman de “actividades diarias de rutina”) es netamente un modelo comportamental, de “respuestas funcionales” de los consumidores a través de su uso del espacio. Esto responde más bien a una aproximación del estudio de las causas próximas (o “el cómo”, Krebs 2001) evaluando las respuestas de los organismos a las condiciones tales como pueden ser medidas en la actualidad. Una alternativa que no involucra directamente una hipótesis evolutiva sobre el patrón selectivo puede plantearse en términos de mecanismos comportamentales: un individuo que inicialmente busca al azar pero que puede aprender cuáles son los sitios más redituables a través de asociar la explotación de un tipo de sitio con una mayor recompensa (e.g., asociar la cobertura de leñosas con una mayor tasa de encuentro de semillas). En este caso no se habría fijado evolutivamente la respuesta positiva a la causa próxima, sino la capacidad de percibir y aprender las diferencias entre sitios (en el pasado, los individuos que

tuvieron la capacidad de aprender tuvieron mayor éxito que los que no la tuvieron). Los modelos de alimentación óptima, en base a estos mismos fundamentos, predicen que los animales no se alimentarán en aquellos parches que sean menos redituables, o bien que se alimentarán menos tiempo hasta igualar la cantidad de semillas remanentes en cada sitio. En cualquier caso, también se espera una asociación positiva entre el uso del espacio que los individuos (no *naïve*) hacen y la disponibilidad de semillas.

Pero el patrón detectado en la abundancia de semillas también puede ser interpretado como la consecuencia, y no la causa, de la granivoría por aves. La mayor parte de la pérdida de semillas del banco del suelo, al menos de las de gramíneas, estaría dada por el consumo de los granívoros (Marone & al. 1998b, 2000a, 2000b). Las aves son los más importantes consumidores de semillas en otoño e invierno (Lopez de Casenave & al. 1998, Marone & al. 2000b, ver abajo), con el 75–99% de la dieta granívora (en biomasa y de las seis especies de aves granívoras mencionadas) constituida por semillas de gramíneas y una hierba dicotiledónea (*Chenopodium papulosum*, especialmente consumida por *Zonotrichia capensis*) (Lopez de Casenave 2001). Las semillas de gramíneas (especialmente las medianas y las grandes) son las preferidas en experiencias de cafetería en laboratorio (Cueto & al. en prensa) y las que más pérdidas sufren en el banco del suelo (Marone & al. 1998b, 2000b)⁶. Si las aves afectan la composición y distribución de las semillas, lo que se observa midiendo el banco del suelo podría ser más bien el “residuo” de la acción de los granívoros sobre la disponibilidad preexistente (Smith & Rotenberry 1990, Russell & Schupp 1998). Por ejemplo, las aves podrían estar concentrando su búsqueda de alimento en los micrositios sin cobertura leñosa durante la dispersión primaria de semillas, debido a que es allí donde caen al suelo la mayoría de las semillas de gramíneas. Eso podría explicar por qué se observa una diferencia importante en la abundancia de semillas de gramíneas en esos sectores cuando se las mide con trampas de semillas (una estimación de la producción) y directamente en el suelo (Marone & al. 2004). Lo que muestra el estudio del banco (i.e. una abundancia similar de semillas de gramíneas entre sitios cubiertos y expuestos) podría no haber resultado de una producción similar en ambos sitios sino, en cambio, del consumo espacialmente sesgado. Además de los posibles efectos sobre el patrón espacial, una observación coherente con esta explicación es que los números máximos de semillas en el banco del suelo se alcanzan avanzado el invierno, pero la mayor cantidad de semillas cae entre

⁵ La ventaja adaptativa actual de la selección del espacio y sus recursos no es necesaria para haber fijado los comportamientos observados en el presente. Su análisis, por cierto, no siempre corresponde a lo esperado por ese tipo de razonamientos (e.g., Misenhelter & Rotenberry 2000, Rytönen & Krams 2003, Mezquida 2004; ver Marone & al. 2002).

⁶ A propósito, y dada la preponderancia de la reproducción sexual entre las plantas del Monte, un consumo selectivo y espacialmente heterogéneo cumple con una condición necesaria (pero no suficiente, ver e.g., Edwards & Crawley 1999) para que las aves afecten el patrón espacial de establecimiento de plantas adultas.

el verano y el otoño (Marone, com. pers.). El consumo de semillas de fines de verano y de otoño por los granívoros podría ser lo que “demora” la acumulación en el banco. A partir de estas diferencias se ha sugerido que las aves estarían usando especialmente las semillas “nuevas”, es decir aquellas producidas en la última estación de crecimiento (Price & Joyner 1997, Marone & al. 1998b).

Finalmente, otros factores también pueden influir sobre las decisiones que toma un individuo para seleccionar un área en la que alimentarse; no es esperable que un mismo mecanismo explique los patrones a todas las escalas (Levin 1992). En los ambientes áridos, además del alimento mismo, los factores principales serían la accesibilidad al alimento, el microclima y la vulnerabilidad ante los predadores (Wiens 1985b, Repasky & Schluter 1996, Meyer & Valone 1999). Estos factores suelen estar asociados entre sí, con la abundancia de alimento y con la cobertura de la vegetación (Brown 1989). Por ejemplo, la presencia de mantillo está correlacionada positivamente con la cobertura vegetal de árboles y arbustos, pudiendo alcanzar varios milímetros de espesor debajo de los algarrobos en Ñacuñán. El mantillo, además de atrapar semillas durante la dispersión secundaria, podría dificultar la búsqueda y el acceso a las semillas, afectando así la eficiencia de alimentación y la disponibilidad (i.e., cuánto del banco de semillas en ese sitio resulta accesible) para los granívoros (Getty & Pulliam 1993, Repasky & Schluter 1994, Nystrand & Granström 1997, Whalen & Watts 2000, Whittingham & Markland 2002). La temperatura a nivel del suelo suele ser mucho mayor en sitios expuestos que bajo el dosel de las plantas en los ambientes áridos, algo que podría afectar la selección de micrositios por aves pequeñas (Wiens 1985b, Walsberg 1993, Wolf & Walsberg 1996, Wolf 2000). Durante el mediodía en verano, cuando esta diferencia es máxima, la temperatura del suelo en las zonas expuestas es 15–20 °C mayor que en las zonas cubiertas, que tienen una temperatura similar a la del aire (Lopez de Casenave & Milesi, datos no publicados). Las aves granívoras podrían restringir su actividad a zonas bajo cobertura durante gran parte del día en verano (e.g., Wolf & al. 1996), evitando la pérdida de agua corporal y el aumento de la tasa metabólica, un razonamiento que podría explicar los resultados de experiencias de remoción previas (Lopez de Casenave & al. 1998). Por último, la percepción del riesgo de predación también parece estar asociada con la cobertura vegetal en aves (y roedores), y también puede condicionar la selección de los sitios de alimentación (e.g., Schluter 1988, Lima 1990, Watts 1991, Whittingham & Evans 2004). En este caso, sin embargo, no es sencillo predecir un patrón de selección del espacio a partir de la percepción del riesgo de predación, ya que éste incluye las probabilidades de ser atacado, de detectar un ataque y de escapar una vez detectado el ataque (Repasky 1996, Lank & Ydenberg 2003), probabilidades que no necesariamente actúan siempre en el mis-

mo sentido en relación con la cobertura (e.g., pueden diferir entre especies: Pulliam & Mills 1977, Lima 1990, Fernández-Juricic & al. 2002, 2004; la cobertura puede facilitar el escape pero disminuir la detección: Lazarus & Symonds 1992). En definitiva, encontrar un uso no azaroso del espacio que estuviese determinado por otros factores que no sean el alimento tendría consecuencias sobre el análisis y la interpretación de otras relaciones entre los patrones observados en aves y semillas. Por ejemplo, un uso sesgado del espacio a cierta escala podría tener influencia sobre la interpretación de la selectividad de la dieta de las aves, ya que afectaría la consideración de “disponibilidad” (e.g., si para buscar alimento sólo usan micrositios sin cobertura de árboles, la consideración del banco de semillas de todo el algarrobal estaría sobreestimando la disponibilidad de semillas de hierbas dicotiledóneas).

OBJETIVOS, MÉTODOS Y ESQUEMA DE LA TESIS

Como ya fue mencionado, hay varios procesos o mecanismos posibles actuando sobre una determinada decisión comportamental, en este caso usar el espacio para alimentarse (e.g., selección natural, constreñimientos físicos, experiencia previa, abundancia y calidad del alimento, accesibilidad al alimento, condiciones abióticas, predadores, condicionamientos a otras escalas). Los factores que afectan la selección pueden actuar en forma independiente, en forma sinérgica, o pueden ser jerárquicos y secuenciales (Cody 1985b). Los patrones de uso del espacio producidos por esas interacciones pueden ser complejos, aún en sistemas supuestamente simples o estables, variando espacial y temporalmente a diferentes escalas (Karr & Freemark 1983, Wiens & al. 1987). La alta probabilidad de multicausalidad complica la capacidad de inferir sobre un proceso a partir del estudio de los patrones que produce (Wiens 1989, Vepsäläinen & Spence 2000, Marone 2005). Sin embargo, pueden tomarse una serie de estrategias para aumentar el grado de confianza en esas inferencias. Una de ellas es multiplicar las técnicas de estudio que ataquen la misma pregunta o preguntas similares, de manera de buscar patrones que robustezcan la interpretación a partir de poner a prueba una hipótesis en varias ocasiones, bajo distintos supuestos auxiliares (i.e., aumentar la plausibilidad de una hipótesis) (Marone & al. 2000b, Johnson 2002). Esta aproximación incluye a los resultados previos que puedan estar relacionados, especialmente a aquellos producidos en el mismo sistema y que provienen de preguntas similares. Por otro lado, dado que el diseño experimental restringirá indefectiblemente los resultados, es relevante definir el problema a partir del conocimiento de la heterogeneidad de los factores causales hipotéticos, para poder derivar predicciones realistas, acotadas y que tengan un estrecho nexo con el diseño experimental. Este enfoque ayuda a determinar las escalas apropiadas en tiempo y espacio en las que buscar los patrones selectivos, mantiene los análisis

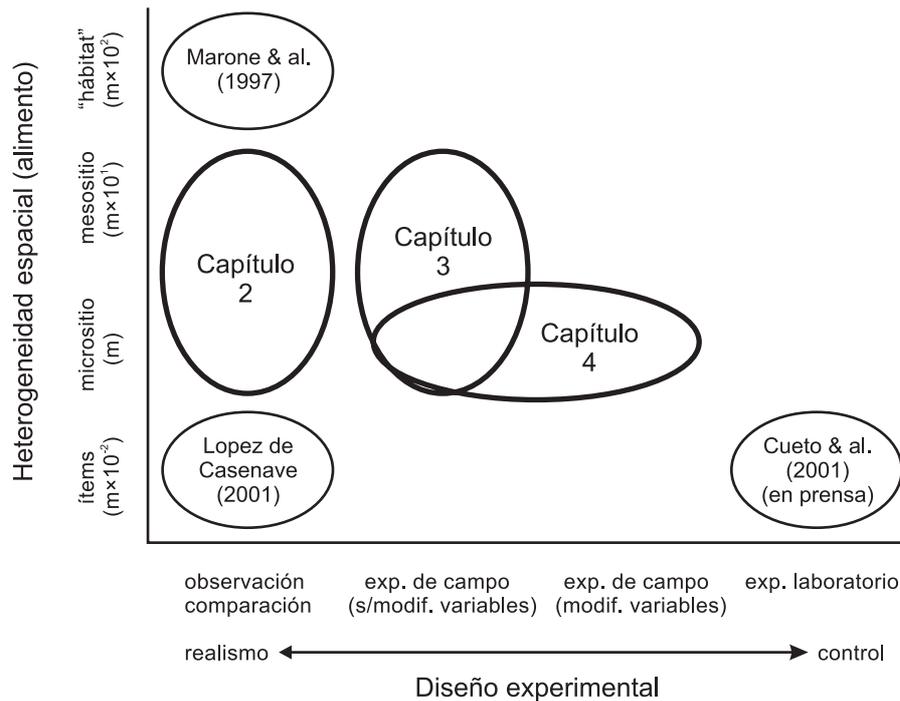


FIGURA 1.5. Estudios de la respuesta de las aves granívoras a la heterogeneidad de su alimento realizados previamente en Nacuñán, en función de la escala evaluada y del diseño experimental utilizado. El eje vertical está asociado a la escala de la heterogeneidad espacial del recurso (semillas como alimento), pero se refiere al grano de cada análisis, y no a su extensión (aunque está relacionado en la mayoría de los casos). Lopez de Casenave & al. (1998) examinaron la remoción de semillas en sitios contrastantes pero tras aumentar y homogeneizar la oferta de semillas (una única especie de semilla *ad libitum*), por lo que no se incluyó en este esquema.

dentro del esquema conceptual deseado y permite generar con mayor claridad nuevas predicciones a poner a prueba.

Este trabajo de tesis parte del conocimiento del patrón espacio-temporal de la abundancia de semillas (alimento) para poner a prueba si está relacionado con el uso del espacio por las aves granívoras (consumidores), como se puede esperar en función de los razonamientos ya expuestos. Esa relación se busca a varias escalas espaciales y temporales. Todo estudio de selección es, en definitiva, un estudio del comportamiento en su sentido más amplio, y la elección del sitio de alimentación, un componente del hábitat fundamental para los individuos durante toda su vida, sería uno de los principales factores que determinan el área utilizada por una población (Morrison & al. 1992). Por lo tanto, los estudios de alimentación y del uso del espacio no son cualitativamente distintos, sino solo de distinto orden (Morrison & al. 1992:36). Las escalas de este trabajo, en donde se examina la relación entre las aves y su alimento a través del uso del espacio, son intermedias entre aquellas de estudios previos en este mismo sistema en los cuales se examinó el uso del espacio por las aves a escalas mayores (tipo de vegetación) y el uso y preferencias de semillas (a escala de ítems alimentarios; eje vertical en la FIGURA 1.5). Estas

interrelaciones con resultados previos a otras escalas brindan elementos adicionales para formular predicciones y para interpretar los resultados. A estas escalas intermedias, donde se detectó una gran heterogeneidad espacio-temporal en la abundancia del alimento y donde la estructura de la vegetación podría estar asociada más estrechamente con respuestas comportamentales individuales, la influencia mutua entre las semillas y el uso del espacio por las aves no ha sido previamente evaluada.

Se utilizarán técnicas distintas para comparar el uso del espacio contra su disponibilidad de diferentes maneras y con preguntas ligeramente diferentes, desde observaciones a campo hasta experimentos manipulativos. Si bien se suele presuponer un dilema entre el grado de control y de realismo de un diseño experimental, es posible optimizar los resultados de ese balance mediante técnicas sucesivas integradas (*scaling* o escalamiento mecánico), lo que permite arribar a conclusiones más robustas. Este trabajo también contribuye con alternativas intermedias entre las ensayadas anteriormente en este sistema (observaciones de campo o control experimental absoluto; eje horizontal en la FIGURA 1.5). En particular, todas las aproximaciones están dirigidas a "cargar de probabilidad" a las distintas alternativas de efectos mutuos

entre semillas y aves, evaluando también la influencia de otros factores físicos y biológicos potencialmente relevantes.

La mayoría de los estudios de caracterización del uso del espacio por los organismos son exploratorios, ya que se basan en variables que pueden o no incluir las pertinentes para determinar su ocupación y tipo de uso, y terminan generando hipótesis a poner a prueba a través de manipulaciones experimentales para determinar si los detectados son factores causales o sólo correlaciones espurias. Este trabajo puede verse como la confirmación experimental de propuestas previas (la que asocia la estructura de la vegetación con semillas y propone que las aves deberían usar desproporcionadamente ciertos micrositios) o como el trabajo exploratorio generador de hipótesis (una asociación uso-vegetación a partir de la cual reste determinar experimentalmente si es causal o no, y a qué motivo se debe específicamente). Si bien podría resultar extraño a cierta ortodoxia del diseño experimental, ambos procedimientos, el de puesta a prueba y el de exploración, son simultáneos; de hecho, hay conocimientos de historia natural que solo nos resultan asequibles mediante la realización de experimentos (Polis & al. 1998, Peckarsky 1998).

Así, las preguntas a evaluar y discutir a lo largo de todo este trabajo, en especial en la discusión general (CAPÍTULO 5), son:

- ¿Usan los pájaros granívoros el ambiente al azar (para alimentarse) o no, al evaluarlo mediante la caracterización de la vegetación? ¿Esta respuesta es homogénea para las especies del gremio? ¿Es variable estacionalmente?
- Si hay selección (uso \neq disponibilidad) ¿está relacionada con la heterogeneidad espacio-temporal observada en la abundancia de las semillas (en el suelo) a escala de micrositio? ¿Como causa o como efecto (“desde arriba” vs. “desde abajo”)?
- ¿Otros factores pueden explicar (mejor) el uso de micrositios para alimentación que la abundancia de semillas (e.g., accesibilidad del alimento, riesgo de predación, termorregulación, limitaciones morfológicas, interacciones sociales o interespecíficas)?
- ¿El uso de sitios de alimentación a la escala de micrositio está restringido por (es un subproducto de) la selección a otras escalas (mayores)? Y al revés, ¿puede la selección a estas escalas, relativamente pequeñas (1–2500 m²), predecir/explicar la selección a escalas mayores (entre tipos de vegetación diferentes)?
- ¿Cuál es la influencia potencial del uso del espacio por las aves granívoras para las plantas (afectando la distribución y abundancia de semillas)?
- ¿El resultado obtenido usando distintas técnicas es el mismo? ¿Son coherentes las explicaciones sugeridas por distintas aproximaciones (a distintas escalas)? ¿Las diferencias son informativas o se trata de información redundante?

Durante la primera parte de este trabajo de tesis se utilizan dos técnicas para detectar los patrones espaciales de consumo de semillas por aves en el algarrobal de Ñacuñán, tanto a nivel gremial como de las especies más abundantes. La primera es una técnica observacional (CAPÍTULO 2), donde se compara la estructura de la vegetación entre los sitios usados por los individuos para alimentarse y los sitios disponibles, a dos escalas (estrictamente, con dos tamaños de grano pero con la misma extensión): micrositio (1 m de radio) y mesositio (10 m de radio). Allí se pone a prueba si el uso del espacio de las distintas especies y del gremio en general es azaroso según la heterogeneidad dada por la estructura de la vegetación a cada escala. La segunda técnica (CAPÍTULO 3) consiste de una serie de experiencias de oferta de semillas en distintos micrositios, sobre dispositivos dispuestos en grillas. A partir del registro de la remoción de semillas por parte de las aves, se pone a prueba si el uso del espacio para alimentarse difiere de lo esperado por azar. El estudio observacional (CAPÍTULO 2) dirige los esfuerzos de muestreo a las áreas que los animales efectivamente usan, mientras que el experimental (CAPÍTULO 3) toma ciertas parcelas de estudio *a priori*, tratando de abarcar la heterogeneidad de este ambiente (específicamente a escala de micrositio) de manera de poder extender los resultados a todo el algarrobal. Las preguntas planteadas con cada técnica son ligeramente diferentes, lo que se explicará oportunamente.

La capacidad de extrapolación de las conclusiones obtenidas a partir de esas aproximaciones (i.e., su “dominio de generalidad”) está definido por la escala (espacial) de micro y mesositio, la escala (temporal) estacional o anual, y la escala (organísmica) de población (protocolo observacional) y de gremio (protocolo experimental). Esos patrones sirven para intentar entender la integración o el producto de las decisiones de los individuos bajo las condiciones y escalas en que se midieron. Pero los patrones encontrados con las técnicas mencionadas se pueden asociar a más de uno de los mecanismos causales invocados (e.g., abundancia de semillas, riesgo de predación, termorregulación), debido a que estos factores interactúan y están correlacionados (por caso, varios de ellos están asociados con la estructura de la vegetación), y también varían en el tiempo. Si bien en la realidad los efectos de esos factores también están correlacionados, cualquier aproximación dirigida a discernir los mecanismos que provocan la selección de sitios de alimentación debe considerar a los factores individuales condicionantes o evaluar su importancia relativa. Obtener este conocimiento a través de experimentos en laboratorio (donde las variables estuvieran artificialmente controladas) podría limitar la capacidad de relacionar los resultados con los patrones obtenidos previamente. Una alternativa es planear experiencias seminaturales o semicontroladas, un compromiso entre esas opciones extremas (Hairston 1989), que resultan útiles para poner a prueba mecanismos o factores causales en con-

diciones de campo. En el CAPÍTULO 4 se estudia el patrón de selección de sitios de alimentación en un sistema semicontrolado (un aviario de campo), restringiendo la posibilidad de elección de los individuos a opciones naturales contrastantes. Los resultados permiten poner a prueba las predicciones derivadas de los modelos o hipótesis que involucran a los mecanismos que, dado el conocimiento actual del sistema y los resultados de los capítulos anteriores, aparecen como más importantes. En etapas experimentales sucesivas se proponen nuevos contrastes dentro del aviario, alterando algunas de las variables que caracterizan la heterogeneidad espacial del sistema a esa escala, de manera de explorar hipótesis alternativas o desacoplar factores que estén actuando simultáneamente para producir un determinado patrón, y concluir acerca de el/los mecanismo/s relevante/s.

Una buena parte del trabajo realizado en esta tesis está dedicada a la comprobación de supuestos de las hipótesis, para aumentar su plausibilidad (o al menos

nuestra confianza en la explicación generada). En varias ocasiones se ponen a prueba supuestos o hipótesis accesorias que se utilizan para derivar las predicciones sobre los patrones esperados, o se exploran explicaciones alternativas para los mismos resultados cambiando el análisis de los datos. Por ejemplo, poniendo a prueba supuestos sobre la técnica experimental (e.g., si los organismos diurnos que remueven semillas son aves, CAPÍTULO 3), o evaluando la validez de resultados obtenidos antes de esta tesis (e.g., la relación esperada de abundancias de semillas entre micrositios con diferente cobertura de la vegetación, CAPÍTULO 4, o la relación entre las categorías usadas para estudiar el banco de semillas y la caracterización de la heterogeneidad espacial, CAPÍTULO 3), o analizando diferentes explicaciones para un mismo conjunto de datos (e.g., análisis gremiales y por especie, CAPÍTULO 2, o diferentes estimaciones de disponibilidad para evaluar la escala a la que se observan patrones selectivos, CAPÍTULO 3).

PATRONES DE GRANIVORÍA POR AVES A VARIAS ESCALAS: TÉCNICA OBSERVACIONAL

INTRODUCCIÓN

Debido a que las aves son organismos relativamente visibles y atractivos, que la fisonomía dada por la vegetación puede estudiarse con relativa facilidad, que las aves mantienen una relación más o menos estrecha con la vegetación por varios motivos (e.g., alimento, nidificación, percha, refugio) y que ningún organismo usa todo el espacio de manera uniforme, la búsqueda de una relación entre las características de la vegetación y el uso del espacio por las aves es extremadamente frecuente (veáanse Cody 1985b, Verner & al. 1986). Sin embargo, la interpretación de los patrones encontrados para deducir las causas del proceso de selección es un desafío mayor. A veces se considera que la vegetación puede ser la variable elegida *per se* (e.g., soporte para nido, sustrato de alimentación), pero usualmente se la interpreta como una clave cuya importancia radica en la correlación con otras variables, como la disponibilidad de alimento o el riesgo de predación (e.g., Pulliam & Mills 1977, Blenden & al. 1986, Brush & Stiles 1986, Hutto 1990, Keane & Morrison 1999, Mezquida 2004). Como ya se desarrolló en el capítulo anterior, el diseño experimental para responder la pregunta acerca de la diferencia entre sitios usados y sitios disponibles restringe las interpretaciones posibles de los resultados (en particular debido a su escala espacial y temporal y debido al criterio que defina la disponibilidad), por lo que la comparación debe comenzar con una cierta hipótesis acerca de los factores que el organismo podría estar seleccionando.

La definición de la heterogeneidad

Para evaluar a la estructura de la vegetación como variable causal (directamente o como subrogante) hay que definir cuáles criterios de clasificación pueden ayudar a detectar más eficazmente los patrones y procesos de selección de sitios por parte de las aves. Una de las maneras de aproximarse al estudio de la selección del espacio con una hipótesis previa es establecer la heterogeneidad del ambiente en forma a priori, dividiéndolo en unidades homogéneas para aquellas variables que parezcan relevantes en el uso del

espacio (“parches”), y buscando si la variable respuesta, en este caso el uso como sitio de alimentación, es diferente entre esas categorías (ver e.g., Thomas & Taylor 1990). La definición de “parches” al estudiar la relación entre consumidores y sus recursos puede ser complicada, ya que usualmente los parches no tienen límites concretos, suele ser importante el contexto a escalas mayores y, además, sus límites y tamaño para el consumidor no tienen por qué coincidir con los que nosotros identificamos. Así, el problema de esa aproximación es que estamos poniendo a prueba dos hipótesis fuertes en forma simultánea: (1) que la percepción de la heterogeneidad espacial del organismo en cuestión es similar a la establecida, y que entonces (2) ese análisis permitirá distinguir el patrón selectivo a partir del cual se podrá inferir sobre el proceso de selección y sus causas. Si bien es fundamental identificar los parches desde el punto de vista de la actividad y comportamiento del organismo estudiado, hacerlo a partir de la respuesta observada implica una definición de parche diferente a la usual, ya que el uso por los organismos puede ser “en parches” a pesar de que el ambiente sea uniforme, o incluso puede cambiar con el tiempo a pesar de que las condiciones sean las mismas (Wiens 1976, Arditi & Dacorogna 1988, Morse 1990). No hay una solución clara a estos dilemas pero, reconociendo que el estudio del uso del espacio debe necesariamente ser iterativo (ver CAPÍTULO 1), hay aproximaciones y técnicas que difieren en su aptitud de acuerdo al nivel de conocimiento previo del ambiente, del organismo y de sus interacciones (Noon 1986, Noon & Block 1990). Por un lado, si la hipótesis involucra que las aves son capaces de distinguir la heterogeneidad de la vegetación para poder utilizarla como clave de la abundancia de los recursos, entonces parece relevante poder establecer primero cuáles son las variables más importantes para describir esa heterogeneidad espacial a la escala de interés. Por el otro, es importante usar técnicas de medición y de análisis que puedan brindar información relevante aun cuando la correspondencia entre la heterogeneidad medida y la relevante para la respuesta del organismo no sea muy ajustada (algo que puede resultar crítico con categorías preestablecidas).

Las investigaciones previas en el área de estudio, en particular las del banco de semillas en el suelo, establecieron la heterogeneidad considerando categorías de sitios en base a los estratos de la vegetación perenne, como es habitual en otras áreas desérticas (e.g., Nelson & Chew 1977, Reichman 1984, Price & Reichman 1987). Esa categorización a priori del ambiente consistió de dos niveles anidados. Los mesohábitats estaban separados en función de la presencia de vegetación leñosa por encima del metro de altura (dando dos categorías: cubiertos y expuestos). A su vez, esos grupos estaban divididos en microhábitats, según el tipo de vegetación leñosa alta (con árboles o con arbustos, en el primer caso) o según el tipo de vegetación baja (con subarbustos, con gramíneas o sin vegetación, en el segundo). La escala espacial de cada una de las categorías no estaba explícitamente definida, y variaba entre tipos de microhábitat. Si el algarrobal se dividiera en parches según esas categorías, la superficie de las unidades podría variar en más de 4 órdenes de magnitud, desde 100 cm² (un tamaño acorde con los de una “depresión natural”) hasta más de 10 m² (la copa de un algarrobo, o el microhábitat “árbol”) ¹. Los mesohábitats eran la agrupación de los microhábitats (los parches) durante la etapa de análisis de los datos, pero sin un correlato espacial continuo (e.g., un mesohábitat “cubierto” no necesariamente involucra un parche grande que agrupe a zonas continuas con microhábitats “árbol” y/o “arbusto”). Esa categorización se estableció suponiendo que es directa o indirectamente importante para estudiar la variabilidad espacial del banco de semillas en el suelo, lo cual pudo verificarse posteriormente (Marone & Horno 1997, Marone & al. 2004, ver LAS SEMILLAS en el CAPÍTULO 1). La distribución de las semillas en el suelo del algarrobal de Ñacuñán es sumamente heterogénea a las escalas involucradas en esa categorización de microhábitats, y las diferencias fisonómicas entre los sitios son suficientemente marcadas (e.g., presencia de árboles y arbustos) como para poder suponer con confianza que podrían ser distinguidas y utilizadas como clave por las aves. Es razonable esperar que las aves puedan estar eligiendo los sitios donde alimentarse en función de la disponibilidad de alimento a las escalas (o rango de escalas) involucradas en esa categorización (ver los diversos razonamientos para establecer esta predicción en el CAPÍTULO 1). Pero la categorización usada para estudiar el banco del suelo podría resultar inconveniente para intentar evaluar respuestas de las aves que puedan depender de la escala asociada a la selección de sus sitios de alimentación (pues estaría involucrando un rango amplio de escalas en un mismo análisis).

¹ Eduardo T Mezquida midió 24 algarrobos elegidos al azar en este mismo sitio de estudio y obtuvo una superficie promedio de 21 m², con un máximo de aproximadamente 70 m² (datos no publicados).

El análisis centrado en el ave

Para detectar patrones selectivos es necesario determinar el uso y la disponibilidad, y por todo lo ya mencionado resulta apropiado hacerlo teniendo en cuenta la hipótesis acerca del principal factor causal a analizar y las escalas a las que su acción sería relevante. Una de las técnicas usadas para estudiar la selección del espacio por las aves es el muestreo de vegetación centrado en el ave o análisis centrado en el ave (James 1971, Larson & Bock 1986 y referencias allí citadas). Esta técnica consiste en medir las características estructurales y florísticas de parcelas centradas en el sitio ocupado por un ave y compararlas con las características de parcelas de igual tamaño, situadas en un área más o menos arbitraria, que definen el área no usada o la disponibilidad. Garshelis (2000) ha llamado a esta aproximación “diseño de atributos del sitio” pues el foco está puesto en medir las características de los sitios usados (en lugar de comparar la frecuencia de uso de distintos sitios) y, eventualmente, compararlos con los de sitios no usados o disponibles. Si la búsqueda de individuos se hace al azar, entonces es posible suponer que se obtendrá una muestra que está en relación directa con la cantidad de tiempo que los individuos pasan en cada sitio. La comparación entre las parcelas disponibles y las ocupadas (que son un subconjunto de la población de parcelas disponibles) permite determinar qué características del ambiente están seleccionando las aves al alimentarse (Wiens 1985a, 1989, Steele 1992, Block & Brennan 1993). Esta aproximación, en especial vinculada con análisis estadísticos multivariados, ha sido muy usada; la cantidad de estudios realizados ya atentaba contra una revisión exhaustiva hace 20 años (Morse 1985), y la aproximación no ha sido abandonada ni mucho menos (e.g., Knopf & al. 1990, Sedgwick & Knopf 1992, Rotenberry & Wiens 1998, Keane & Morrison 1999, Beck & George 2000). Sin embargo, son bastante variables tanto el objetivo como los criterios con los que se usa.

Una ventaja de esta técnica es que permite el estudio del uso del espacio a varias escalas en forma simultánea y explícita. Se la ha utilizado frecuentemente en los estudios de selección del espacio para evaluar más de una escala, usualmente dos (e.g., Bergin 1992, Steele 1992, Beck & George 2000, Sergio & al. 2003, Mezquida 2004) o tres (e.g., Larson & Bock 1986, Sedgwick & Knopf 1992, Martínez & al. 2003). Las características del ambiente pueden influenciar de manera diferente la selección a distintas escalas, debido a que los factores causales tienen patrones de heterogeneidad diferentes, o a que la percepción de las aves está restringida a ciertas escalas. Por ejemplo, las variaciones espaciales de la temperatura del suelo podrían ser relevantes para elegir un sitio de alimentación a escalas pequeñas pero poco importantes a mayores escalas, y lo contrario podría suceder con el riesgo de predación. Las características del ambiente utilizadas como clave por las aves a escalas menores estarían más estrechamente re-

lacionadas con los factores causales de la selección (Hildén 1965). Pero la selección a una escala puede estar constreñida por decisiones previas a escalas mayores, restringiendo las opciones a menores escalas de manera anidada (Johnson 1980, Hutto 1985). Por ejemplo, un uso no azaroso a una escala podría afectar la consideración de “disponibilidad” en otra. Por lo tanto resulta relevante analizar el uso del espacio a más de una escala espacial para obtener una explicación más completa sobre el proceso de selección a partir de la detección simultánea de patrones selectivos (si los hubiera) en cada una de ellas (Wiens 1981, 1985a, Kotliar & Wiens 1990, Orians & Wittenberger 1991; ver CAPÍTULO 1). Aquí se estudiarán dos escalas: la de interés por la heterogeneidad detectada en la abundancia y dinámica de las semillas (denominada microsítio) y una escala mayor que brinda información acerca del contexto de esas unidades (denominada mesosítio). Estas dos escalas de análisis de los sitios de alimentación de las aves son estrictamente espaciales y cada escala determina una heterogeneidad diferente (en principio). Se trata de análisis con tamaños de grano arbitrarios (aunque elegidos con los criterios ya expuestos) y con la misma extensión (el algarrobal). Ambas escalas estarían asociadas a lo que Johnson (1980) llamó selección de tercer orden, o elección de sitios donde establecer áreas de acción y el uso de sitios particulares dentro de ellas. En ambos casos se trata de evaluar la selección de sitios donde alimentarse dentro de un ambiente caracterizado por su tipo de vegetación (el algarrobal), que todas estas especies utilizan. Siguiendo ese esquema jerárquico podría decirse que la decisión de usar el algarrobal, de segundo orden (*sensu* Johnson 1980), ya fue tomada (por motivos vinculados o no con los que influyen las decisiones a escalas espaciales menores).

Un criterio importante a definir en un estudio de patrones selectivos es de qué manera definir la disponibilidad (Hutto 1990, Wolda 1990). El área donde situar las parcelas no usadas o las parcelas disponibles debe estar en relación a la pregunta a contestar, ya que a ciertas escalas el resultado podría ser trivial. Usualmente estas parcelas se sitúan al azar dentro de un área que se considera accesible para las aves de las cuales se evaluará el uso. Ese es el criterio en este trabajo, donde no hay indicios previos de la existencia de una porción de espacio vedado para las aves dentro del algarrobal. La disponibilidad se caracterizará como aquello que se puede encontrar al azar en este ambiente en función de su abundancia, ya que en principio todos los sitios son potencialmente accesibles (aunque no necesariamente usados, que es justamente la pregunta a responder). En otras ocasiones la comparación se hace con parcelas que se interpretan como sitios “no usados”², aunque su definición puede ser controvertida o complicada (Capen & al. 1986, Noon 1986, Tyre & al. 2003) e incluso se han desarrollado aproximaciones de modelado de distribuciones que evitan usar datos de ausencia (e.g., Hirzel & al. 2002). Comparar

“uso” contra “disponibilidad” en lugar de contra “no usado” vuelve inapropiados, en principio, ciertos tratamientos estadísticos como el análisis discriminante o la regresión logística, los cuales suponen una clasificación en grupos independientes o excluyentes (aquí todo punto del grupo “usado” pertenece a la población de puntos “disponibles”) o asignan una probabilidad de uso igual a cero a un punto del espacio o a sus características (aquí se supone que lo “disponible” lo es porque tiene cierta probabilidad de uso mayor a cero). Dado que el uso sesgado del espacio según sus características puede resultar tanto en diferencias en los parámetros de posición como de dispersión entre las distribuciones de los sitios usados y disponibles, también resulta inoportuno usar pruebas estadísticas que no comparen la variabilidad entre los grupos o que supongan que son iguales (como el análisis discriminante, Williams 1983; ver EVALUACIÓN DE LA SELECTIVIDAD DE LOS PATRONES DE USO, más adelante).

La aproximación más clásica al problema de la selección cuando se lo encara desde una perspectiva comunitaria es el estudio de la partición del espacio y de sus recursos asociados por parte de las distintas especies de aves (e.g., Pulliam & Mills 1977, Block & al. 1986, Martín 1998), con el propósito de interpretar los mecanismos que permiten su coexistencia. Este enfoque, apuntado a buscar diferencias entre las especies similares, está basado en una cierta concepción de las comunidades y sus interacciones, en la cual es relevante la idea de limitación y desplazamiento competitivos, estabilidad y equilibrio; si, en cambio, la concepción de las comunidades está más cerca de los sistemas erráticamente variables, raramente en equilibrio, con presiones de selección múltiples y cambiantes, entonces el énfasis debe estar puesto en documentar las respuestas específicas a las variaciones del ambiente (Wiens 1981, 1985a). El objetivo de este trabajo es detectar si el uso del espacio por las aves granívoras es azaroso o no en función de las características más relevantes de la heterogeneidad espacial y relacionarlo con los patrones conocidos de su alimento (las semillas). Dado que las especies de aves son diferentes en varios aspectos (e.g., dieta, comportamiento de alimentación, abundancia y fluctuaciones temporales: Lopez de Casenave 2001; preferencia de semillas: Cueto & al. en prensa; respuesta a perturbaciones del ambiente: Gonnet 2001, Milesi & al. 2002), pueden tener respuestas diferentes a la heterogeneidad del espacio y de las semillas. Por lo tanto, es relevante analizarlas por separado para poder evaluar adecuadamente la influencia “desde abajo” (i.e., del recurso hacia los consumidores), ya que un análisis gremial podría ocultar esas diferencias (“promediando” respuestas dife-

² Esa aproximación es más habitual en el estudio de sitios de nidificación o cuando se comparan sitios dentro y fuera de áreas de acción o territorios, donde se puede confirmar que existen lugares que no están siendo usado en una cierta escala temporal (e.g., una temporada reproductiva).

rentes, ver Milesi & al. 2002). La evaluación del impacto de las aves como consumidores y potenciales modificadores del banco de semillas (la influencia “desde arriba”, o de las aves hacia las semillas), sin embargo, se vería beneficiada por una medida gremial que integre sus importancias relativas.

En resumen, el objetivo de este capítulo es describir los sitios que utilizan las aves granívoras para alimentarse dentro del algarrobal del desierto del Monte central (Ñacuñán, Mendoza). Esa descripción se hará a dos escalas espaciales en función de las características estructurales y florísticas, y se estudiará a nivel del gremio de aves granívoras y de las especies más importantes. La búsqueda de aves granívoras alimentándose se hará en forma azarosa por una cierta área, de manera de obtener una muestra que esté en relación directa con el tiempo que los individuos pasan alimentándose en distintos sitios. La selectividad de esos patrones de uso del espacio se analizará comparando las características de los sitios donde se observe el uso con las de sitios ubicados al azar en la misma área. Se estudiará especialmente el uso de sitios de alimentación a escala de micrositio para evaluar si está relacionado (como causa o como efecto) con la heterogeneidad temporal y espacial del banco de semillas del suelo, dada su consistente asociación con las características de la vegetación a esa escala, o si es más probable que responda a otras causas.

MÉTODOS

Para estudiar la selección del espacio por las aves se compararon las características estructurales y florísticas de pequeñas parcelas de hábitat centradas en el sitio donde se detectó un ave granívora alimentándose (= uso) con las características de parcelas del mismo tamaño situadas al azar dentro de la misma área (= disponibilidad). La comparación entre los valores de las parcelas ocupadas y las azarosas se realizó simultáneamente a dos escalas: la de interés por la heterogeneidad detectada en la abundancia y dinámica de las semillas (parcelas de 1 m de radio = micrositio de alimentación, $\approx 3 \text{ m}^2$) y una mayor (de 10 m de radio = mesositio de alimentación, $\approx 300 \text{ m}^2$). Se recorrió lentamente un área de algarrobal (ver FIGURA 1.1, pág. 6), provisto de binoculares, caminando en forma más o menos azarosa y tratando de cubrir de manera similar toda el área preestablecida, buscando individuos de las especies granívoras alimentándose. Al detectar al individuo alimentándose, se marcó el lugar, estableciéndolo como el centro del micrositio y del mesositio de alimentación. Estas aves son muy asustadizas, por lo que las observaciones generalmente requirieron detectar a las aves a una cierta distancia y con algo de vegetación entre las aves y el observador (en cuanto éste era detectado por las aves, éstas dejaban de comer y levantaban vuelo). No se consideraron aquellas aves observadas en o cerca del suelo si no se pudo confirmar fehacientemente que estuvieran comiendo (a di-

ferencia de, e.g., Pulliam & Mills 1977). Usualmente no se podía observar por un tiempo prolongado al mismo individuo cuando estaba cerca del suelo ni seguirlo entre sitios de alimentación diferentes (como hicieron, e.g., Rotenberry & Wiens 1998). Tampoco se podían acumular observaciones a partir de esperar que se alimenten los individuos detectados mientras estaban involucrados en otra actividad (e.g., cantando o en una percha elevada); esto dificultó obtener una muestra más grande pero evitó el sesgo debido al uso del espacio para otras actividades. Para otras consideraciones generales acerca de la detección y restricciones en la toma de datos ver Wagner (1981), Bradley (1985) y Hejl & al. (1990). Para cada observación se registró la especie de ave y si el consumo de semillas era predispersivo o posdispersivo, ya que las aves granívoras, además de desde el suelo, pueden extraer semillas directamente de las hierbas antes de su dispersión primaria, y la disponibilidad espacio-temporal de las semillas en cada condición es diferente (ver FIGURA 1.3, pág. 8). Las observaciones se obtuvieron en forma estacional entre febrero de 1997 (aunque con mayor intensidad a partir de mayo de 1998) y febrero de 2000.

Para estimar la disponibilidad con la que comparar las medidas obtenidas de los sitios usados, se ubicaron 60 puntos al azar dentro de un área de algarrobal de aproximadamente 10 ha, incluida en el área de búsqueda de aves alimentándose (ver FIGURA 1.1). Para ello se eligieron 12 puntos al azar a lo largo de cada una de 5 transectas de 200 m; en cada punto se eligió al azar ir hacia la derecha o la izquierda de la transecta, y luego se eligió al azar un valor de distancia de entre 10 y 40 m, perpendicular a la transecta. En cada uno de esos sitios se estableció el centro de los micrositios y mesositos “disponibles”. Las medidas se tomaron en 15 sitios en cada una de las cuatro estaciones del año (3 puntos por transecta), entre noviembre de 1996 y agosto de 1997.

Caracterización de los micrositios y mesositos

Para caracterizar los sitios usados y disponibles a escala de micrositio, se utilizó una técnica de intercepción puntual de manera de lograr medidas precisas, claras y repetibles (Block & Brennan 1993). Consistió en ubicar cuatro transectas de 1 m de largo, orientadas según los puntos cardinales, a partir del punto central de cada sitio (FIGURA 2.1). En cada transecta se colocó, cada 10 cm (= 40 puntos en cada micrositio), una vara de aluminio graduada cada 25 cm (definiendo 12 estratos hasta los 3 m de altura), y se registraron los estratos en los que la vara tocaba individuos de especies de plantas perennes (leñosas y gramíneas), que eran identificadas. En el caso de contactos de la vara con vegetación más allá de los 3 m de altura, se registró sólo la altura máxima de la vegetación (con precisión de 25 cm). Las plantas fueron identificadas a nivel de género, con excepción de *Lycium* y *Bougainvillea*, que fueron considerados en forma agrupada (*Lyc-Boug*)

ya que en algunas épocas del año no fue posible distinguir a todos los individuos (aunque la gran mayoría corresponde con certeza al género *Lycium*). Si bien se registraron, las dicotiledóneas herbáceas anuales no fueron consideradas en la descripción estructural y florística de los sitios ya que su cobertura es muy variable entre estaciones y entre años, lo que impide agrupar o comparar las observaciones de distintos momentos (Marone 1991, ver DISCUSIÓN); su cobertura en estos muestreos fue baja (ver TABLA 2.1). En general, en todos los trabajos previos en el área, incluyendo a los que caracterizaron la disponibilidad espacio-temporal de semillas (e.g., Marone & Horno 1997, Marone & al. 2004) se consideraron solo a las especies perennes como descriptoras de la estructura de los sitios. En cada punto se registró también la presencia de mantillo denso sobre el suelo (cuando la acumulación de restos vegetales no permite ver la superficie del suelo debajo), o la ausencia de mantillo (suelo desnudo). A partir de esas medidas se estimaron distintas variables estructurales y florísticas: porcentaje de cobertura por especie y por grupo de plantas (gramíneas, subarborescentes, arbustos y árboles), porcentaje de cobertura de suelo desnudo y de mantillo denso, densidad vertical por estrato (número de intervalos de 25 cm de altura con vegetación), altura máxima absoluta, altura máxima promedio y coeficiente de variación de la altura máxima. Para la caracterización a escala de mesosito, se ubicaron 20 puntos en cada una de 4 transectas de 10 m de largo orientadas según los puntos cardinales, a distancias determinadas por azar (= 80 puntos por mesosito). En cada punto de muestreo dentro del mesosito se tomaron las mismas medidas que en el caso de los puntos del microsito (con excepción de la presencia o ausencia de mantillo) con las que se estimaron las mismas variables³. Por lo tanto, se analiza la escala asociada a un potencial uso sesgado del espacio tomando a un mismo tipo de caracterización de la vegetación como variable diagnóstica. Además, se midió la distancia desde el centro de cada parcela hasta el borde del árbol, arbusto, subarborescente y gramínea más cercanos; esa información se analiza por separado. En la TABLA 2.1 se presenta un resumen de las coberturas y frecuencias de los grupos de plantas considerados y de las principales especies según las mediciones a cada escala, así como las distancias a los estratos de la vegetación a partir de los puntos ubicados al azar en el algarrobal.

³ En algunos trabajos el análisis de diferentes escalas implica un cambio en el tipo de variables estimadas (e.g., Bergin 1992, Sedgwick & Knopf 1992, Saab 1999, Sergio & al. 2003), pero en otros las variables estimadas en cada escala son iguales o muy similares (e.g., Larson & Bock 1986, Martínez & al. 2003). Aunque no necesariamente el límite es claro y el criterio es explícito, la primera estrategia es más adecuada con el supuesto o la búsqueda de niveles de selección diferentes, dados por distintas causas. La segunda, en cambio, explora distintas escalas intentando detectar cuáles están (más) asociadas con un único nivel de selección.

Para cada escala por separado, se realizaron análisis de componentes principales (PCA) para reducir el número de dimensiones de la matriz de valores de las variables en los 60 sitios al azar. Este procedimiento permite analizar unos pocos ejes ortogonales que capturan y sintetizan la mayor parte de la variabilidad de las características de la vegetación a cada escala. Algunas variables fueron transformadas (transformaciones arcoseno, raíz cuadrada o logaritmo) para mejorar su ajuste a una distribución normal. El número de componentes retenidos fue seleccionado considerando los criterios de Kaiser (autovalor > 1), el examen del “*scree-plot*” (valor de autovalor en función del número de componente) y el modelo de vara partida (*broken-stick*, Jackson 1993). El porcentaje de varianza original retenida (i.e., representada por los componentes retenidos) fue siempre mayor a 75%. Se aplicó la rotación de ejes Varimax para mejorar la correlación de las variables originales con alguno de los ejes retenidos, lo que facilita la interpretación de los ejes. Los mismos procedimientos fueron realizados, y los resultados examinados, tanto sin transformar las variables como sin aplicar la rotación de ejes, pero en todos los casos los resultados de los PCA fueron prácticamente iguales: cada eje estuvo correlacionado significativamente con el eje correspondiente en las otras versiones del análisis (correlaciones de Pearson: en todos los casos $P < 0.001$). La distribución de los 60 sitios en el espacio generado por los ejes retenidos fue considerada como la disponibilidad o variación ambiental total a cada escala.

Si bien los datos fueron tomados de manera de considerar no solo las características estructurales sino también las florísticas (dado que éstas pueden ser relevante en el uso del espacio por las aves: Wiens 1985a), las correlaciones entre las coberturas de las especies o

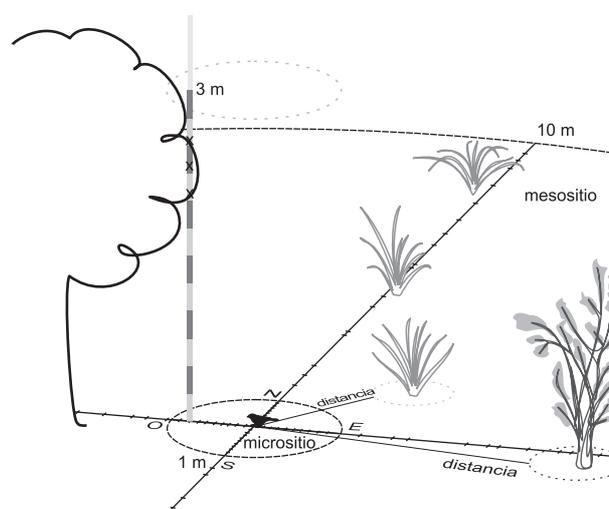


FIGURA 2.1. Esquema del diseño de muestreo de la vegetación en dos escalas (microsito y mesosito) alrededor del sitio donde se observó a un ave alimentándose.

TABLA 2.1. Cobertura porcentual (promedio \pm DE) y presencia (% , entre paréntesis) de los grupos de plantas considerados y de los géneros de plantas leñosas más importantes a partir de las medidas en los micrositos y mesositos ubicados al azar ($n = 60$). Se presentan las mismas medidas para la presencia de mantillo denso y suelo sin mantillo a escala de microsito, así como los promedios de altura máxima media y máxima absoluta (cm) obtenidos a cada escala. Finalmente se presentan las distancias (cm) entre los puntos ubicados al azar y el borde de la planta más cercana en cada uno de los grupos considerados y la frecuencia (% , entre corchetes) de casos en que cada grupo estuvo presente dentro del microsito (i.e., distancia < 100 cm) y del mesosito (i.e., distancia < 1000 cm).

	microsito (1 m radio)	mesosito (10 m radio)
Cobertura (%)		
Árboles	4.4 \pm 13.4 (18.3)	8.0 \pm 9.8 (70.0)
<i>Prosopis</i>	2.9 \pm 11.4 (10.0)	6.1 \pm 9.5 (56.7)
<i>Geoffroea</i>	1.5 \pm 7.7 (10.0)	2.0 \pm 3.4 (43.3)
Arbustos	35.7 \pm 31.4 (86.7)	38.2 \pm 10.8 (100.0)
<i>Larrea</i>	30.4 \pm 31.6 (78.3)	33.2 \pm 12.1 (100.0)
<i>Atriplex</i>	3.6 \pm 13.9 (11.7)	2.5 \pm 4.6 (31.7)
<i>Condalia</i>	1.8 \pm 9.8 (5.0)	1.4 \pm 3.0 (28.3)
<i>Capparis</i>	(0.0)	2.0 \pm 3.3 (35.0)
Subarbustos	18.8 \pm 21.5 (80.0)	21.3 \pm 10.5 (100.0)
<i>Lyc-Boug</i>	9.4 \pm 15.6 (48.3)	12.9 \pm 7.9 (96.7)
<i>Verbena</i>	8.7 \pm 16.3 (45.0)	6.3 \pm 6.9 (83.3)
<i>Accantbolippia</i>	1.3 \pm 3.3 (16.7)	2.2 \pm 2.4 (65.0)
Gramíneas	25.9 \pm 18.5 (91.7)	24.9 \pm 11.8 (98.3)
Gramíneas secas (en pie)	2.1 \pm 3.8 (33.3)	2.4 \pm 2.0 (76.7)
Sin cobertura perenne	38.2 \pm 26.4 (96.7)	34.3 \pm 9.9 (100.0)
Hierbas dicotiledóneas	2.5 \pm 5.2 (38.3)	3.3 \pm 2.9 (80.0)
Suelo desnudo (sin mantillo)	44.0 \pm 24.8 (98.3)	
Mantillo denso	32.8 \pm 23.7 (95.0)	
Altura (cm)		
Altura máxima promedio	64.9 \pm 52.2	81.0 \pm 26.8
Altura máxima absoluta	171.7 \pm 75.4	300.0 \pm 81.0
Distancia (cm)		
Distancia al árbol	336.8 \pm 357.0 [28.3]	[91.7]
Distancia al arbusto	34.4 \pm 44.3 [91.7]	[100.0]
Distancia al subarbusto	37.6 \pm 33.9 [93.3]	[100.0]
Distancia a la gramínea	19.0 \pm 31.9 [98.3]	[100.0]

géneros individuales son demasiado bajas, a ambas escalas, por lo que la matriz resultante no es adecuada para someterla a un PCA con el fin de reducir las dimensiones consideradas (i.e., no hay una “estructura” que simplificar). La variabilidad explicada por los ejes más importantes de los PCA a partir de las variables de cobertura de las especies individuales con más del 5% de presencia en los 60 puntos nunca superó el valor esperado por azar (i.e., los autovalores de los primeros cuatro componentes son menores que lo esperado por el modelo de vara partida). La mayoría de las variables de cobertura individual no pueden ajustarse a una distribución normal mediante transformaciones de los datos (son en su mayoría muy sesgadas hacia valores bajos, en especial a la escala de microsito), lo que hace a las correlaciones entre especies aún más sospechosas (muy susceptibles a unos pocos valores extremos). Además, hay una muy alta incidencia de una

o unas pocas especies en cada grupo de plantas considerado, que son las mismas que aparecen como más importantes al hacer el análisis con las coberturas por especie (e.g., la cobertura de *Larrea* y del total de arbustos tienen una correlación de Pearson de $r = 0.92$ a la escala de mesosito y $r = 0.88$ a la escala de microsito, y la de *Prosopis* con los árboles de $r = 0.94$ y $r = 0.82$, respectivamente). Por lo tanto se utilizaron las variables de cobertura estimadas para los grupos de plantas (gramíneas, gramíneas secas en pie, subarbustos, arbustos y árboles).

Los micrositos “usados” se ubicaron sobre el espacio multidimensional generado por el PCA correspondiente a los sitios al azar, calculando sus valores (*scores*) en cada eje a partir de las matrices de autovalores y autovectores (el valor de cada microsito en cada eje del PCA es una combinación lineal de los valores de las variables originales; ver Rotenberry & Wiens 1981,

1998). Este procedimiento, a diferencia de la realización de un análisis de PCA que incluya a todos los micrositos medidos (usados y disponibles), permite determinar el espacio multivariado “disponible” independientemente de los sitios usados, que luego se ubican en este espacio sin modificarlo. Así, la disponibilidad se estima independientemente del uso, y el uso se evalúa como un subconjunto sesgado o no de la disponibilidad (i.e., una porción de ese espacio, ver abajo). Es importante resaltar que lo que se compara es la distribución de los sitios efectivamente usados para alimentarse con lo esperado por azar si el hábitat se usara de manera uniforme (i.e. si cada punto del terreno tuviera la misma probabilidad de ser usado), estimando la probabilidad de que esa “muestra” de sitios usados sea obtenida por azar. Además, los componentes principales se definen en función de la heterogeneidad en el ambiente según las variables medidas, y no a partir de maximizar la diferencia entre los sitios según el uso de las aves como ocurre con un análisis discriminante o con aproximaciones similares más complejas (e.g., Lusk & al. 2003).

Evaluación de la selectividad de los patrones de uso

La selectividad de los patrones de uso del espacio o de los recursos se determina mediante la comparación entre lo usado y lo disponible. Dentro de la heterogeneidad disponible, el consumidor puede seleccionar un valor óptimo (central) de cierta variable, una cola de la distribución (valores extremos) o puede haber un valor límite que separe sectores donde cambia la selectividad (i.e., los individuos muestran preferencia dentro de un rango pero a partir de un cierto valor lo usan de acuerdo a su disponibilidad) (Rudolph & Conner 1991, Zwicker & Walters 1999). La selección de sitios de alimentación puede dar una distribución de cierta variable en sitios usados con un parámetro de posición (e.g., media, mediana) diferente al de la distribución de valores en los sitios disponibles, lo que implicaría una selección direccional en la que se usan desproporcionadamente aquellos sitios con características extremas de la variable. Pero si las aves eligen cierto rango de la distribución de sitios disponibles, entonces se espera una diferencia en la varianza de ambas distribuciones (i.e., el “ancho” de la distribución de frecuencias), pero no necesariamente de la media o mediana: si eligen los valores centrales dentro una distribución de valores de cierta variable, evitando ambos extremos, la variabilidad de la distribución de sitios usados será menor, y si eligen preferentemente los extremos de esa distribución (uso bimodal), la varianza aumentaría. Hirzel & al. (2002) definen a la “marginalidad” y a la “especialización” de una especie en base a los sesgos en el valor promedio y en la variabilidad, respectivamente, de la distribución de los valores de una cierta variable entre los sitios ocupados y los disponibles. Clark & Shutler (1999) plantean un esquema similar para diferenciar sitios “exitosos” de

“no exitosos” o de los “disponibles”, pero en el contexto de inferir las causas últimas (fuerzas de selección natural como selección estabilizadora, direccional o disruptiva) del patrón. La evaluación más usual de diferencias en los parámetros de posición con técnicas estadísticas que asumen varianzas iguales (e.g., pruebas de t, ANOVAs, análisis discriminante) solo sería capaz de detectar una parte de los patrones selectivos (James & McCulloch 1990). Más aún, evaluar solamente la diferencia en los parámetros de posición sin considerar los cambios en la variabilidad puede llevar a errores de interpretación (ver Fig. 3 en James & McCulloch 1990). Solo en ocasiones se analizó el patrón en forma completa: por ejemplo, Larson & Bock (1986) sugirieron analizar la “consistencia” de la elección de los sitios, o su poca variabilidad, y McCallum & Gelbach (1988) analizaron por separado la diferencia de varianzas y la diferencia de medias entre sitios usados y no usados (en lugar de contra los disponibles) para nidificar. En el caso de este trabajo se consideran tanto las diferencias en parámetros de posición como de dispersión entre las distribuciones de los sitios usados y los sitios disponibles.

La selección (i.e., diferencias entre los sitios usados y los dispuestos al azar) se evaluó gráfica y estadísticamente. La evaluación gráfica consistió en representar los sitios usados y disponibles en un mismo gráfico de dispersión (x-y), con los valores sobre un par de ejes principales del PCA (*scores*) como ordenadas y abscisas. El objetivo de este examen visual es evaluar si existe alguna porción del espacio disponible que no está siendo utilizado (e.g., Zwicker & Walters 1999). En relación con esa evaluación visual, se utilizó un análisis de segregación espacial multidimensional para evaluar la relación espacial de los puntos usados y disponibles en el espacio multidimensional formado por los componentes principales retenidos. Esta es una modificación de un análisis estadístico espacial de patrones de puntos que usualmente se aplica a entidades reales ubicadas en una superficie (e.g., árboles en un terreno). Se basa en clasificar a cada punto por su característica (en este caso, si representa a un sitio usado o disponible) y por la de su vecino más cercano, y comparar las frecuencias de cada tipo de par de puntos con la esperada por azar. Si los puntos usados se encuentran agrupados (i.e., presentan autocorrelación espacial positiva), o bien si existen zonas de la disponibilidad donde no hay consumo (i.e., los puntos aleatorios están agrupados), entonces el número de pares de puntos vecinos que comparten la misma característica (ambos usados o ambos disponibles) será mayor a lo esperado por azar. En este análisis se pone a prueba la hipótesis nula de “etiquetamiento aleatorio” (*random labelling*), que consiste en que, dada la ubicación espacial de los puntos observada (i.e., es independiente de la distribución particular que presente el total de los puntos), cada punto recibe su “etiqueta” o categoría (i.e., usado o disponible) al azar, con una probabilidad proporcional a la abundancia relativa de cada categoría. En forma

genérica, esto es un análisis de conteo de vínculos (*join-counts*) de una propiedad categórica con dos valores posibles, según una matriz de conexiones de puntos basada en la propiedad “vecino más cercano” (Rosenberg 2001, Dale & al. 2002, Fortin & al. 2002). La segregación espacial global se puso a prueba mediante el análisis de una tabla de contingencias de 2×2 según el cálculo de frecuencias esperadas y el estadístico (C , con una distribución asintótica a la chi-cuadrado con 2 g.l.) propuestos por Dixon (1994). En el caso de que haya evidencia de segregación global entre los tipos de punto, se puede poner a prueba cuál categoría está más o menos agrupada que lo esperado por azar, con un estadístico específico (Z , de distribución asintótica a la normal; Dixon 1994)⁴. El análisis propuesto por Dixon (1994) es para puntos con coordenadas en dos dimensiones, pero en este caso el análisis fue modificado para utilizar una matriz de vecinos más cercanos a partir de distancias euclidianas entre los puntos ubicados en un espacio de tres dimensiones (el número de componentes principales retenido). Esto constituye una aplicación original del método de análisis de segregación espacial mediante tablas de contingencia, que resulta válido para puntos localizados en más de dos dimensiones debido a que los cálculos solo dependen de poder establecer la relación de vecino más cercano a cada punto (Dixon, com. pers.). La matriz de distancias entre puntos y la identificación del vecino más cercano fueron obtenidas con Statistica y con una pequeña rutina programada en Visual Basic for Applications 5.0 dentro de MS Excel 97, y el análisis fue hecho en R, modificando las funciones provistas por Dixon en su sitio en Internet (<http://www.public.iastate.edu/~pdixon/Splus/>).

Para evaluar estadísticamente la selección sobre cada uno de los componentes principales se hicieron pruebas de Kolmogorov-Smirnov para muestras continuas (Zar 1996) comparando los valores de ambos grupos (usados vs. disponibles) en cada uno de los ejes retenidos. Este análisis, a dos colas, pone a prueba la hipótesis de que las dos muestras provienen de la misma población, evaluando las diferencias en la forma

⁴ Este análisis es particularmente apropiado cuando se considera la relación entre todos los pares de puntos posibles (y no donde solo se tienen en cuenta los vecinos más cercanos de una muestra esparcida de puntos; Dixon 1994). Si bien en este caso ambos tipos de puntos son una muestra de los posibles sitios usados por las aves y disponibles en el campo, por lo que seguramente cada micrositio tendrá algún otro más parecido (cercano) que no fue observado, el análisis toma a estas muestras como población estadística y compara la relación de distancia entre todos los puntos de esas dos muestras (i.e., la inferencia se limita a las muestras obtenidas). Los valores de cada punto en los ejes de este análisis fueron calculados como el score multiplicado por el autovalor del componente correspondiente, de manera de mantener una relación entre ejes proporcional a la variabilidad total representada por cada componente (de todas maneras, en este caso los resultados no se modificaron de manera relevante al no aplicar esta corrección).

de la distribución de los grupos comparados (Siegel & Castellan 1988, StatSoft 2001). Es sensible tanto a las diferencias en parámetros de dispersión como de posición, y por lo tanto permite detectar la selección que consiste en el uso sesgado hacia valores menores o mayores de una variable ambiental (modificación de parámetros de posición) así como aquella que consiste en evitar los valores extremos o medios de una variable ambiental (modificación de parámetros de dispersión). Cuando el subconjunto de sitios usados por las aves para alimentarse no resultó una muestra azarosa de la población de sitios disponibles para alguno de los componentes principales, se compararon visualmente las distribuciones de ambos grupos para determinar cuál es el tipo de patrón selectivo observado (diferencias de parámetros de posición, de dispersión o ambos). Los análisis se hicieron tanto sobre el conjunto de observaciones de alimentación (nivel gremial) como sobre aquellas de las especies más importantes (i.e., las que tuvieron un número de observaciones apropiado).

RESULTADOS

Caracterización de la disponibilidad a ambas escalas

A la escala de micrositio, los primeros tres componentes del PCA representan el 77.4% de la variabilidad de la matriz formada por los 60 micrositios ubicados al azar y las 16 variables consideradas (TABLA 2.2). El

TABLA 2.2. Resultado del PCA de la matriz variables-micrositios al azar ($n = 60$). Se presentan las asociaciones entre las variables y los tres primeros ejes (en negritas se resaltan las correlaciones [*loadings*] más importantes), así como los autovalores y el porcentaje de la variabilidad de la matriz original contenida en cada componente.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Gramíneas	-0.021	-0.073	0.867
Gramíneas secas (en pie)	0.006	0.117	0.559
Subarbustos	0.740	-0.029	-0.161
Arbustos	0.861	0.297	-0.017
Árboles	-0.116	0.773	0.211
Sin cobertura perenne	-0.859	-0.309	-0.359
Suelo desnudo	-0.716	-0.287	-0.437
Mantillo denso	0.771	0.251	0.375
Densidad hasta 0.25 m	0.487	-0.151	0.761
Densidad de 0.25 a 0.5 m	0.876	-0.094	0.093
Densidad de 0.5 a 1 m	0.880	0.262	-0.028
Densidad de 1 a 2 m	0.700	0.571	0.042
Densidad más de 2 m	0.286	0.833	-0.113
Altura máxima absoluta	0.493	0.746	-0.111
Altura máxima promedio	0.752	0.621	0.103
CV altura máxima	-0.793	-0.245	-0.389
Autovalores	6.935	3.069	2.372
% variabilidad explicada	43.3	19.2	14.8
% variabilidad acumulada	43.3	62.5	77.4

primer componente (Eje 1) representa la cobertura de la vegetación perenne en general. Los valores positivos están asociados con la cobertura de arbustos y subarbustos, la densidad de la vegetación hasta los 2 m de altura (dada por los arbustos, en particular *Larrea*) y la altura media de los microsítios, y los valores negativos con la ausencia de cobertura y la mayor variabilidad de la altura de la vegetación en el microsítio. El tipo de superficie del suelo aparece también en este componente, con la presencia de mantillo denso asociado a la vegetación leñosa y su ausencia (i.e., suelo desnudo) con los sitios sin cobertura vegetal. El segundo componente (Eje 2) representa a los árboles, con la cobertura de árboles, la densidad de vegetación por encima de los 2 m de altura y la altura máxima de los microsítios hacia los valores positivos. En el tercer componente (Eje 3) está representado el elemento restante de la vegetación perenne: la cobertura de gramíneas y su influencia sobre la densidad de vegetación por debajo de los 25 cm de altura. No hay diferencias significativas en los valores de los microsítios ubicados al azar entre las estaciones del año en que se midieron, en ninguno de los tres primeros componentes (prueba de Kruskal-Wallis, $k = 4$, $n = 60$; Eje 1: $H = 2.18$, $P = 0.54$; Eje 2: $H = 1.54$, $P = 0.67$; Eje 3: $H = 1.21$, $P = 0.75$). Esto confirma que la caracterización de la estructura del ambiente según estas variables es relativamente constante a lo largo del año (además de robusta, ver MÉTODOS) y permite usar a todos los puntos como estimadores de la disponibilidad.

A la escala de mesosítio, los primeros tres componentes del PCA representan el 76.0% de la variabilidad de la matriz formada por los 60 mesosítios ubicados al azar y las 15 variables consideradas (TABLA 2.3). La interpretación de los componentes es muy similar a la de la escala de microsítio. El primer componente (Eje 1) representa la cobertura de la vegetación en general. Hacia los valores positivos están representadas la cobertura de los arbustos, la densidad de la vegetación hasta los 2 m de altura (ambas variables debidas, en particular, a *Larrea*) y la altura máxima promedio de los mesosítios, y hacia los negativos la ausencia de cobertura y la mayor variabilidad de la altura de la vegetación. El segundo componente (Eje 2) representa la cobertura de árboles, y su influencia sobre la densidad por encima de los 2 m de altura y la altura máxima de los mesosítios (hacia los valores positivos). En el tercer componente (Eje 3) está representada la vegetación perenne de baja altura: hacia los valores negativos, la cobertura de gramíneas y su mayor influencia sobre la densidad de la vegetación por debajo de los 25 cm de altura, y hacia los valores positivos la cobertura de subarbustos. Tampoco en este caso hay diferencias en los valores de los mesosítios dispuestos al azar entre las estaciones del año en que fueron medidos (prueba de Kruskal-Wallis, $k = 4$, $n = 60$; Eje 1: $H = 5.03$, $P = 0.17$; Eje 2: $H = 1.64$, $P = 0.65$; Eje 3: $H = 2.65$, $P = 0.45$).

Sitios de alimentación de las aves granívoras

Se observaron 88 individuos alimentándose. A partir de esas observaciones quedaron determinados 85 microsítios y 80 mesosítios de alimentación, pues se descartaron aquellos sitios parcialmente superpuestos por provenir de individuos de la misma especie alimentándose cerca durante la misma temporada (solo se consideró una de las observaciones parcialmente superpuestas), de manera de no incorporar al análisis observaciones sucesivas posiblemente dependientes. El número de sitios considerados para cada análisis puede ser ligeramente diferente por el mismo motivo. Por ejemplo, el número de casos en el análisis a nivel gremial es menor que la suma de los de las especies individuales porque se descartaron los sitios de alimentación de individuos de distintas especies parcialmente superpuestos y cercanos en el tiempo.

El número de observaciones de aves granívoras comiendo semillas por especie, estación y tipo de consumo fue muy variable (TABLA 2.4), pero estuvo de acuerdo con lo esperado en función del conocimiento previo del sistema (ver abajo). Por lo tanto, es razonable el supuesto que considera al conjunto de estas observaciones como una muestra representativa del uso del espacio por el gremio de aves granívoras para alimentarse (de semillas). Por lo tanto, es posible analizar el potencial impacto espacial del consumo de semillas por el gremio.

TABLA 2.3. Resultado del PCA de la matriz variables-mesosítios al azar ($n = 60$). Se presentan las asociaciones entre las variables y los tres primeros ejes (en negritas se resaltan las correlaciones más importantes), así como los autovalores y el porcentaje de la variabilidad de la matriz original contenida en cada componente.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Gramíneas	0.297	-0.482	-0.717
Gramíneas secas (en pie)	-0.090	0.124	-0.695
Subarbustos	0.401	0.180	0.649
Arbustos	0.854	-0.075	-0.064
Árboles	0.212	0.873	0.124
Sin cobertura perenne	-0.924	-0.064	0.202
Densidad hasta 0.25 m	0.545	-0.365	-0.559
Densidad de 0.25 a 0.5 m	0.724	0.130	0.226
Densidad de 0.5 a 1 m	0.790	0.038	0.259
Densidad de 1 a 2 m	0.719	0.362	0.033
Densidad de 2 a 3 m	0.223	0.898	0.073
Densidad más de 3 m	-0.070	0.871	-0.010
Altura máxima absoluta	-0.090	0.904	0.142
Altura máxima promedio	0.606	0.763	0.049
CV altura máxima	-0.938	-0.063	0.018
Autovalores	5.157	4.303	1.938
% variabilidad explicada	34.4	28.7	12.9
% variabilidad acumulada	34.4	63.1	76.0

TABLA 2.4. Número de observaciones de alimentación de aves granívoras consideradas para los análisis a escala de microsítio y mesosítio (indicados entre paréntesis cuando es diferente), separadas por especie, estación del año y tipo de consumo (predispersivo o posdispersivo). Las diferencias en el número de observaciones según la escala o en las sumas de los valores según cada clasificación se debe a que en algunos casos se eliminaron observaciones antes de los análisis por ser muy próximas (en tiempo y distancia) a otras ya incluidas en el análisis, o por no haberse podido clasificar según alguno de los criterios.

	Total	Estación				Tipo de consumo	
		Otoño	Invierno	Primavera	Verano	Pre.	Pos.
Gremio	82 (76)	24 (22)	27 (25)	13 (11)	18	38	38 (34)
Especies							
<i>Zonotrichia capensis</i> [Zono]	26 (22)	11 (9)	13 (11)	1	1	2	24 (21)
<i>Saltatricula multicolor</i> [Salt]	30 (29)	6	10	10 (9)	4	16	9 (8)
<i>Poospiza ornata</i> [orna]	11	1	-	1	9	8	3
<i>Poospiza torquata</i> [torq]	12	7	2	-	3	11	-
Otras	6	1	3	1	1	1	2
Tipo de consumo							
Predispersivo	38	11	11	2	14		
Posdispersivo	38 (34)	11 (10)	15 (13)	8 (7)	4		

La distribución de las observaciones a lo largo del año (TABLA 2.4) estuvo de acuerdo a lo esperado a partir de la remoción de semillas registrada en otras experiencias de esta tesis (ver CAPÍTULO 3) y en experiencias anteriores (Lopez de Casenave & al. 1998), a pesar de que el nivel de esfuerzo de muestreo (tiempo de búsqueda) en cada estación no fue controlado estrictamente. El número de observaciones por especie también estuvo de acuerdo con resultados previos de sus abundancias relativas, dietas y fluctuaciones a lo largo del año (Lopez de Casenave 2001). La mayor parte de las observaciones corresponde a las dos especies más abundantes que son casi exclusivamente granívoras: *Zonotrichia capensis* y *Saltatricula multicolor*, la primera siempre más abundante en otoño-invierno. Las dos especies del género *Poospiza* reúnen una cantidad similar de observaciones: *P. ornata* está presente en Ñacuñán sólo en la época estival, y *P. torquata* es abundante todo el año pero sólo se alimenta de semillas de gramíneas cuando están disponibles en las panojas (especialmente en el otoño). El resto de las observaciones ($n = 6$) fueron de *Phrygilus carbonarius*, *Dinca diuca* y *Catamenia analis*.

El número de observaciones por tipo de consumo (pre o posdispersivo) no fue independiente de la estación del año (prueba de independencia: $\chi^2 = 9.771$, g.l. = 3, $P = 0.021$). Si bien la fenología de producción y dispersión de semillas varía entre especies y entre años, las proporciones de cada tipo de consumo pueden interpretarse tentativamente como una respuesta a la disponibilidad general de semillas en el campo. El consumo predispersivo es mínimo en primavera (cuando la mayoría de las gramíneas aún no produjeron semillas nuevas y ya se dispersaron completamente las de la temporada anterior), y el posdispersivo en verano (cuando las reservas en el suelo son mínimas y aún

no comenzaron a dispersar las semillas nuevas, un patrón algo demorado respecto al que se representó en la FIGURA 1.3, pág. 8). La proporción de observaciones del tipo de consumo para cada especie también estuvo dentro de lo esperado (Lopez de Casenave 2001, Lopez de Casenave & al., datos no publicados), con

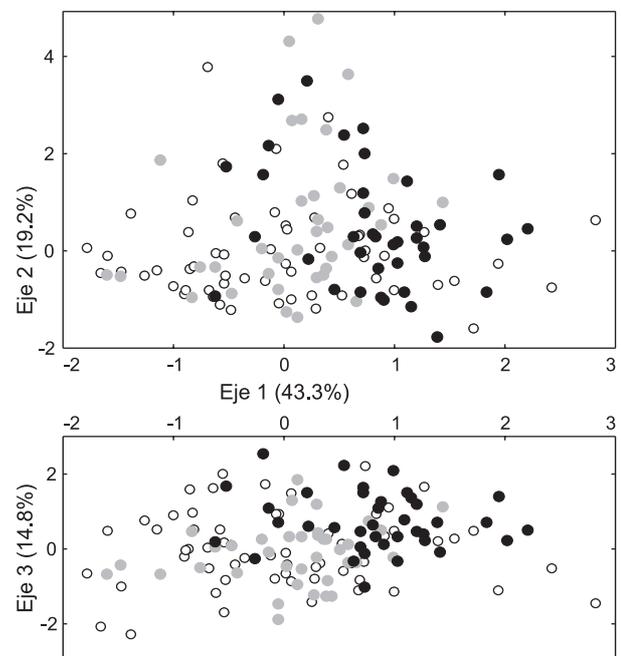


FIGURA 2.2. Ubicación de los microsítios correspondientes a las observaciones de aves granívoras alimentándose (círculos negros: consumo predispersivo; círculos grises: consumo posdispersivo) en el espacio de los ejes principales derivados del PCA usando los 60 microsítios ubicados al azar (círculos blancos).

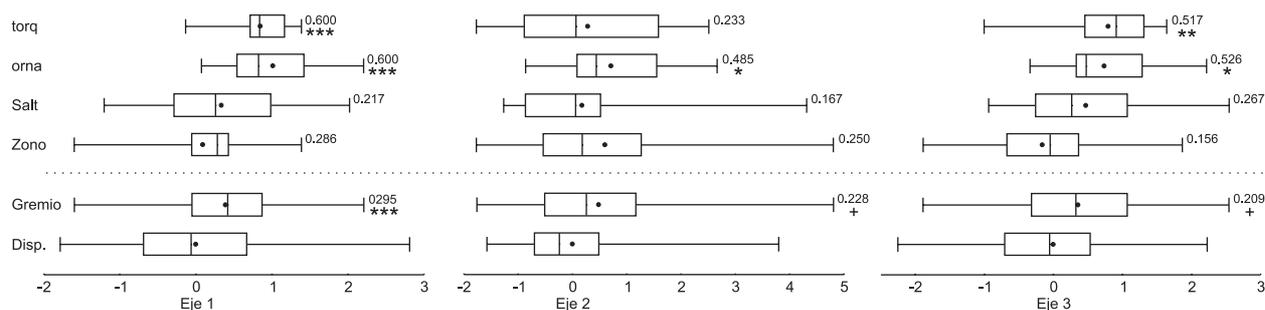


FIGURA 2.3. Diferencias entre la distribución de los microsítios disponibles (ubicados al azar, $n = 60$) y los usados por todo el gremio y por cada una de las principales especies, sobre los tres primeros ejes del PCA realizado a partir de la matriz variables-microsítios al azar. La línea vertical representa la mediana, el punto a la media, la caja son los percentiles 25% y 75%, y los bigotes indican el rango (pruebas de Kolmogorov-Smirnov a 2 colas: el valor del estadístico D_{max} se presenta junto a cada caja y los tamaños de muestra y nombres completos de las especies se presentan en la TABLA 2.4; *: $P < 0.1$, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.005$).

Poospiza torquata haciendo solamente consumo predispersivo y *Zonotrichia capensis* casi exclusivamente posdispersivo, y *Saltatricula multicolor* y *P. ornata* en situaciones intermedias (TABLA 2.4). En general las observaciones de consumo predispersivo fueron relativamente más abundantes que las registradas en años anteriores, quizás porque durante los años en que se hizo este trabajo las lluvias fueron abundantes y provocaron una mayor producción de semillas.

Selección de microsítios de alimentación

Considerando a todos los microsítios de alimentación del gremio de aves granívoras ($n = 82$), no hay zonas en el espacio multivariado producido por los primeros componentes principales en donde no haya puntos usados por las aves (FIGURA 2.2). Tampoco hay evidencias de que los puntos estén segregados espacialmente en el espacio tridimensional definido por los tres primeros ejes (análisis de segregación espacial de puntos mediante tablas de contingencia: $C = 0.845$, $P = 0.656$). Todos los tipos de micrositio disponibles parecen ser usados por las aves granívoras para alimentarse.

Sin embargo, los microsítios no son usados en la proporción que se espera de acuerdo a su disponibilidad: el conjunto de microsítios usados, a nivel gremial, no es una muestra azarosa de los sitios disponibles (FIGURA 2.3). Las diferencias más importantes están a lo largo del Eje 1 del PCA, donde los microsítios usados tienen valores más altos de cobertura general (especialmente arbustos y subarbustos) y de mantillo, con una variabilidad ligeramente menor. Hay una tendencia en el Eje 2 hacia un patrón sesgado por mayores valores de cobertura arbórea y mayor altura del micrositio. Por ejemplo, la proporción de puntos con valores >2 es más alta en el conjunto de los microsítios usados que en los azarosos: 13 (16%) vs. 3 (5%) (ver FIGURA 2.2). Eso indica que esa cola de la distribución de los microsítios usados es más “pesada” que lo que

se espera a partir de los sitios ubicados al azar, lo que hace que la distribución tenga una mayor dispersión (FIGURA 2.3), aunque no parece diferir en el resto de la distribución. Finalmente, también hay una tendencia en el Eje 3 hacia mayores coberturas de gramíneas y densidad de vegetación bajo los 25 cm de altura.

En el uso de sitios de alimentación por todo el gremio es posible reconocer una fuerte influencia de características especie-específicas (FIGURA 2.3). *Poospiza torquata*, que hace sólo consumo predispersivo y durante la época no reproductiva, restringe su alimentación a los microsítios con mayor cobertura de arbustos y subarbustos, con mantillo y cerca de gramíneas. *Poospiza ornata*, consumidora mayormente predispersiva y presente sólo en la época reproductiva, muestra un patrón muy similar, al que suma un uso sesgado en el Eje 2 hacia microsítios con cobertura arbórea (aunque sin valores muy altos). En cambio, *Zonotrichia capensis*, que hace un consumo casi exclusivamente

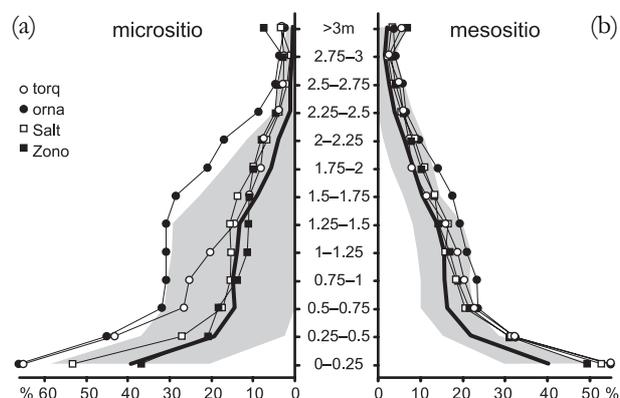


FIGURA 2.4. Perfiles de la vegetación (porcentaje de cobertura por estrato de altura) de los microsítios (a) y mesosítios (b) disponibles (línea gruesa y banda gris: media \pm DE; $n = 60$) y de los usados por las distintas especies (los tamaños de muestra y nombres completos de las especies se presentan en la TABLA 2.4).

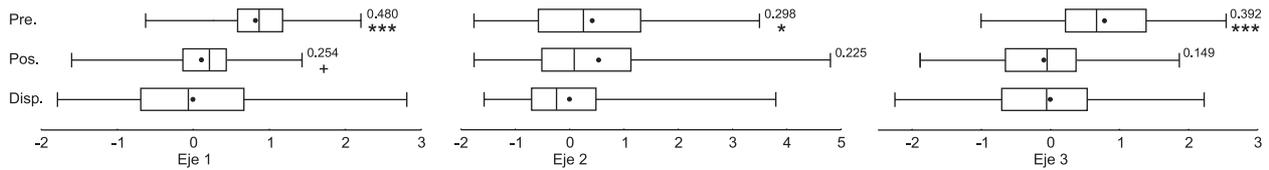


FIGURA 2.5. Diferencias entre la distribución de los micrositios disponibles (ubicados al azar, $n = 60$) y los usados para consumo predispersivo (pre) y posdispersivo (pos), sobre los tres primeros ejes del PCA realizado a partir de la matriz variables-micrositios al azar. La línea vertical representa la mediana, el punto a la media, la caja son los percentiles 25% y 75%, y los bigotes indican el rango (pruebas de Kolmogorov-Smirnov a 2 colas: el valor del estadístico $D_{máx}$ se presenta junto a cada caja y los tamaños de muestra se presentan en la TABLA 2.4; +: $P < 0.1$, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.005$).

posdispersivo, mayormente en otoño e invierno, ocupa prácticamente todo el rango disponible y no muestra un patrón selectivo en ninguno de los ejes. Por último, *Salitricula multicolor*, que se alimenta tanto desde las plantas como desde el suelo y es menos variable estacionalmente, tampoco muestra un patrón selectivo en estos ejes, aunque si se separan los micrositios según el tipo de consumo, las de uso predispersivo muestran un sesgo similar a la selección descripta para las especies del género *Poospiza* ($n = 16$, Eje 1: $D_{máx} = 0.454$, $P < 0.025$; Eje 2: $D_{máx} = 0.167$, $P > 0.1$; Eje 3: $D_{máx} = 0.433$, $P < 0.025$), mientras que las de consumo posdispersivo no muestran un patrón selectivo ($n = 9$, Eje 1: $D_{máx} = 0.233$, $P > 0.1$; Eje 2: $D_{máx} = 0.267$, $P > 0.1$; Eje 3: $D_{máx} = 0.333$, $P > 0.1$), al igual que *Zonotrichia capensis*. Los patrones descriptos también se hacen

evidentes al examinar los perfiles de la estructura de la vegetación de los sitios disponibles y de aquellos usados por cada una de la especies (FIGURA 2.4a).

Esos resultados sugieren fuertemente que el uso de micrositios de alimentación está asociado al tipo de consumo (predispersivo o posdispersivo) de semillas. Al separar a las observaciones del conjunto de aves granívoras según el tipo de consumo se observa una leve segregación entre los micrositios correspondientes a uno y otro tipo en el espacio tridimensional determinado por los ejes del PCA retenidos ($C = 4.709$, $P = 0.095$; $Z_{pre} = 1.626$, $P = 0.103$; $Z_{pos} = 1.626$, $P = 0.053$; FIGURA 2.2). El uso del espacio resulta muy sesgado en el caso del consumo predispersivo (FIGURA 2.5), hacia micrositios con mayor cobertura de vegetación leñosa, mantillo y gramíneas. Los micrositios usados para consumo posdispersivo no difieren de los disponibles según los Ejes 2 y 3, pero muestran un leve sesgo en el Eje 1, con menor variabilidad y valores medios de cobertura leñosa y mantillo algo mayores pero evitando los micrositios con valores altos (FIGURA 2.5). Nótese que no hay micrositios usados para consumo posdispersivo con valor >1.5 en el Eje 1, mientras que 8.3% de los disponibles [5 sitios] y 10.5% [4 sitios] de los de consumo predispersivo están en ese rango (FIGURAS 2.2 y 2.5). Esos micrositios tienen una cobertura de al menos 55% de subarbustos y 58% de arbustos (y $>58\%$ de mantillo denso), por lo que podrían ser lugares en los que a las aves les resulta difícil acceder a la superficie del suelo. La dificultad de acceso a zonas de cobertura densa cerca del suelo ya ha sido sugerida previamente como una limitación para el consumo de semillas (e.g., ratones bajo el arbusto *Krameria*: Nelson & Chew 1977)⁵.

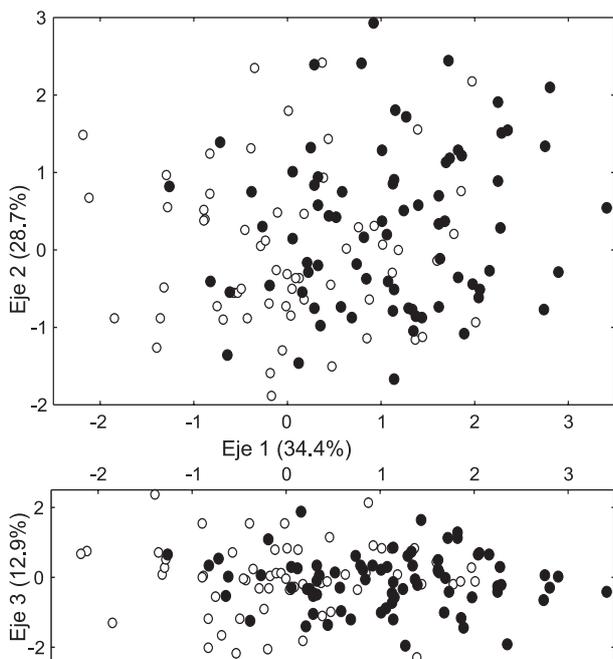


FIGURA 2.6. Ubicación de los mesosites correspondientes a las observaciones de aves granívoras alimentándose (círculos negros) en el espacio de los ejes principales derivados del PCA usando los 60 mesosites ubicados al azar (círculos blancos).

⁵ Los patrones estacionales de uso del espacio (no mostrados) repiten lo que puede deducirse de la abundancia relativa de cada especie y de su tipo de consumo predominante (al menos dentro de este conjunto de observaciones). Por ejemplo, es muy sesgado en verano cuando la mayoría de observaciones son de consumo predispersivo de *Poospiza ornata*. La distribución del total de observaciones según todos estos criterios es sumamente heterogénea y correlacionada, por lo que no pueden analizarse simultáneamente en forma cruzada ni anidada ya que habría varias combinaciones sin observaciones (e.g., *P. ornata* en invierno o consumo posdispersivo de *P. torquata*).

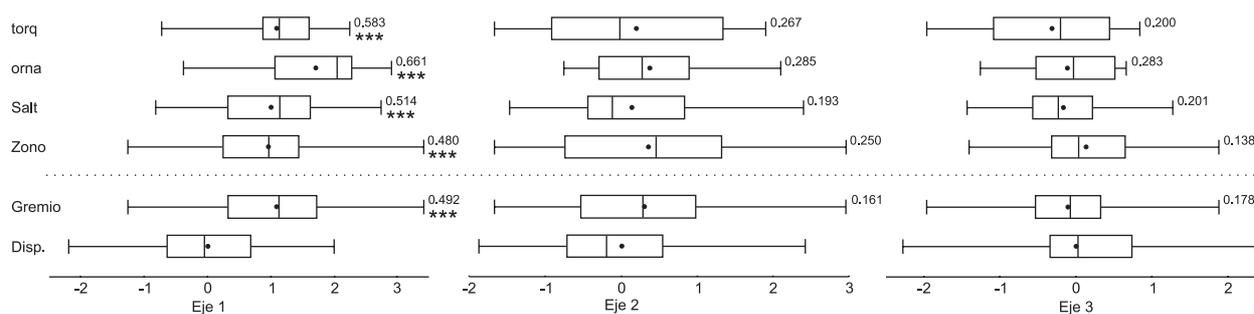


FIGURA 2.7. Diferencias entre la distribución de los mesositos disponibles (ubicados al azar, $n = 60$) y los usados por todo el gremio y por cada una de las principales especies, sobre los tres primeros ejes del PCA realizado a partir de la matriz variables-mesositos al azar. La línea vertical representa la mediana, el punto a la media, la caja son los percentiles 25% y 75%, y los bigotes indican el rango (pruebas de Kolmogorov-Smirnov a 2 colas: el valor del estadístico $D_{máx}$ se presenta junto a cada caja y los tamaños de muestra y nombres completos de las especies se presentan en la TABLA 2.4; *: $P < 0.1$, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.005$).

Selección de mesositos de alimentación

A diferencia del resultado observado a escala de micrositio, hay un sector de la disponibilidad a escala de mesosito donde no se detectaron aves granívoras alimentándose, o su aparición fue muy rara de acuerdo a lo esperado, y un conjunto de características opuestas asociadas a gran parte de los mesositos usados (FIGURA 2.6). Los mesositos no usados están caracterizados por tener poca cobertura de vegetación arbustiva (valores negativos del Eje 1). Por ejemplo, con valores < -0.75 en ese eje hubo 13 (22%) sitios disponibles y solo 2 (3%) usados, mientras que con valores > 2 esas cifras fueron casi opuestas: 1 (2%) y 13 (17%), respectivamente. Esta asociación entre el consumo y los valores positivos del Eje 1, correspondientes a mesositos de mayor cobertura y altura promedio, dados especialmente por los arbustos, se repite cuando se lo analiza estadísticamente (FIGURA 2.7). En los otros ejes, la distribución de los sitios usados no difirió de la esperada por azar, y por lo tanto no se observa una segregación espacial de los puntos usados y disponibles al evaluarla en el espacio tridimensional determinado por los ejes retenidos (análisis de segregación espacial de puntos mediante tablas de contingencia: $C = 0.681$, $P = 0.650$).

A diferencia de lo observado a escala de micrositio, a esta escala se repite el mismo patrón para todas las especies, incluso para aquellas que no mostraron selección a la escala de micrositio (FIGURA 2.7). Todas las especies mostraron también un sesgo similar en su utilización del perfil de vegetación (FIGURA 2.4b), cuya magnitud es menor que en el caso de la selección de mesositos, de acuerdo con la menor variabilidad de la cobertura de la vegetación a esta escala. A esta escala los mesositos de consumo predispersivo y de consumo posdispersivo muestran las mismas características (ambos difieren de la distribución de los sitios disponibles en el Eje 1, como se puede derivar de lo ya explicado), sin mostrar diferencias significativas

entre sí ($n_{pre} = 38$, $n_{pos} = 34$, Eje 1: $D_{máx} = 0.214$, $P > 0.1$; Eje 2: $D_{máx} = 0.118$, $P > 0.1$; Eje 3: $D_{máx} = 0.245$, $P > 0.1$).

Distancias a cobertura

Más del 90% de los sitios de alimentación o de los ubicados al azar tuvieron distancias < 1 m hasta la cobertura más cercana de tres de los cuatro grupos de plantas perennes (gramíneas, subarbustos y arbustos). Esto significa que casi todos los micrositos (disponibles y usados) tienen al menos una de esas plantas. Al estar esas distancias dentro de los micrositos definidos y cuya cobertura ya fue estimada, ambos tipos de variable (distancias y coberturas) brindan el mismo tipo de información⁶. En consecuencia, el análisis estadístico de las distribuciones de las distancias de los sitios usados respecto de los disponibles muestra los mismos resultados que se presentaron en función de las medidas de cobertura y estructura vertical a escala de micrositio, y no se presentarán aquí en forma detallada. En resumen, la distribución de distancias de las observaciones de consumo predispersivo están sesgadas hacia los valores menores respecto a la de los sitios ubicados al azar (el caso de las gramíneas es trivial pues se trata de la planta de la que extrajeron las semillas), mientras que las de consumo posdispersivo son similares a lo esperado por azar (FIGURAS 2.8b, c, d).

En el caso de las distancias hasta los árboles, en cambio, la mayor parte de los valores fueron > 1 m (“afuera” de los micrositos, ver TABLA 2.1). Por lo tanto, su análisis resulta informativo pues está relacionado con la ubicación o entorno de los micrositos y no tanto con su estructura o cobertura interna. La distribución

⁶ La estimación de coberturas mediante puntos equidistantes a lo largo de transectas radiales desde el centro del micrositio da un mayor peso a las plantas ubicadas cerca del centro. La distancia a las plantas resulta inversamente correlacionada con la cobertura.

de las distancias a los árboles de los sitios usados mostró un leve sesgo respecto a la de los sitios disponibles ($n_{uso} = 82$, $n_{disp} = 60$, $D_{máx} = 0.230$, $P < 0.1$), con menores valor promedio y variabilidad. La principal diferencia es que se registraron muy pocas observaciones de alimentación a más de 4 m de un árbol (4, <5%), a pesar de que más del 25% de los sitios ubicados al azar estuvieron en ese rango de distancias (FIGURA 2.8a). Ese sesgo fue marcado tanto para las observaciones de alimentación predispersiva como para las de alimentación posdispersiva. La proporción de observaciones de alimentación (de ambos tipos) bajo la copa de los árboles (distancia <5 cm del borde de la proyección horizontal del follaje, la primera categoría en la FIGURA 2.8a) fue algo mayor a la de los sitios disponibles, un resultado que no fue evidente con el análisis multivariado.

DISCUSIÓN

Las variables más importantes para describir la heterogeneidad de la estructura de la vegetación a escala de micrositio y de mesositio resultaron similares a aquellas utilizadas en trabajos previos (e.g., Marone & Horno 1997, Marone & al. 2004) como criterio para

categorizar a los parches de vegetación del algarrobal de Nacuñán. Si bien la semejanza no es sorprendente ya que los criterios para elegir las variables en estos trabajos fueron similares (medidas en forma continua en éste o tomadas como criterio de categorización en los anteriores), esta coincidencia sustenta la consideración de los grupos de vegetación, ligados a los estratos verticales, como criterio principal para categorizar la heterogeneidad espacial a escala intra-algarrobal. Además, la ordenación multivariada a cada escala resultó robusta, sin alterarse significativamente con alternativas como la transformación de variables o la rotación de ejes, e incluso con distintas combinaciones de variables ensayadas. La variabilidad dada por la vegetación es mayor a escala de micrositio, como era esperable, pero aún así las variables más importantes para caracterizar los sitios a ambas escalas fueron similares: en primer lugar un gradiente de la cobertura de arbustos, especialmente *Larrea*, hasta la ausencia de vegetación perenne; en segundo lugar, los árboles (con mayor importancia a escala de mesositio) y, finalmente, las gramíneas en el estrato más bajo. Los subarbus-tos aparecieron asociados son los arbustos a escala de micrositio en el primer eje como parte de la variabilidad en la cobertura leñosa en general, asociada a la presencia de mantillo; a escala de mesositio su impor-

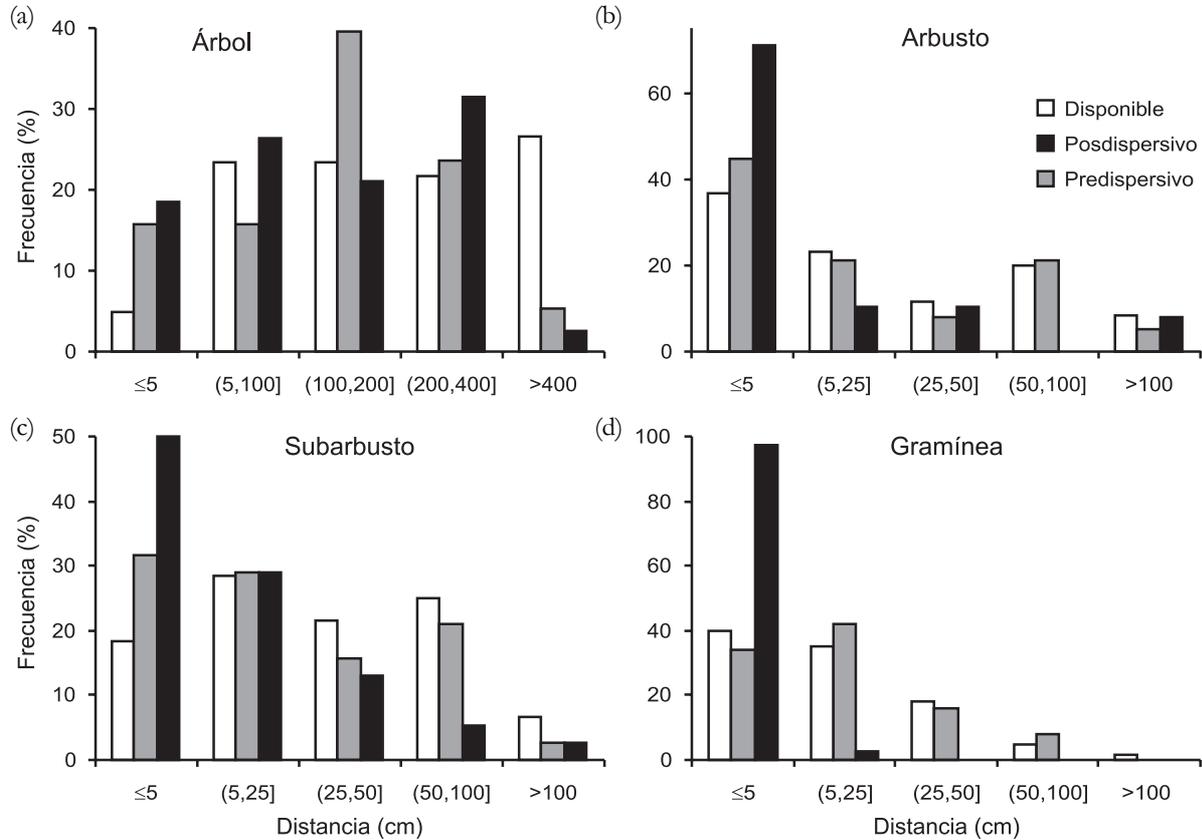


FIGURA 2.8. Distribución de frecuencias (%) de las distancias entre los sitios ubicados al azar (blanco), los sitios de alimentación predispersiva (negro) y los de alimentación posdispersiva (gris) y el borde del árbol (a), del arbusto (b), del subarbusto (c) y de la gramínea (d) más cercanos.

tancia fue menor en el primer eje y aparecieron, en cambio, en el tercer eje, en sentido opuesto a las gramíneas, determinando la variabilidad del estrato más bajo. La mayor parte de las variables estructurales adicionales estimadas (densidad de vegetación en altura, valores máximos, medios y variación en altura, presencia de mantillo a escala de micrositio, distancias a cobertura de gramíneas, subarbustos y arbustos) resultaron redundantes por estar altamente correlacionadas con las de cobertura de los principales estratos de la vegetación. Cuando se analizaron las coberturas a nivel de especie, éstas también fueron bien descritas por las variables asociadas a los estratos de vegetación (pues dominaban los valores del grupo del que formaban parte, como *Larrea* con los arbustos o *Prosopis* con los árboles) o bien fueron de menor importancia y prácticamente independientes unas de otras (e.g., las especies de gramíneas a escala de micrositio)⁷. La semejanza entre estas dimensiones de la heterogeneidad a escala de micrositio y los criterios para definir parches a partir de los estratos de la vegetación que se utilizaron en los trabajos previos sobre la variabilidad espacio-temporal de las semillas permite evaluar los resultados de uso y selección de micrositos de alimentación no solo en relación con la vegetación en sí, sino también en función de los patrones locales conocidos de variación de la oferta de semillas (ver LAS SEMILLAS en CAPÍTULO 1).

En estudios previos se observó que las aves granívoras son más abundantes en el algarrobal que en el jarillal en la época reproductiva pero no en invierno (Marone & al. 1997), aunque con diferencias entre las especies. En general se observó una ocupación poco consistente del espacio en función de varios gradientes ambientales, con respuestas generales muy fluctuantes o inconsistentes, y una tendencia al predominio de respuestas especie-específicas heterogéneas ante las fluctuaciones temporales o la simplificación estructural del ambiente causada por perturbaciones (Marone 1990, Marone 1991, Marone 1992b, Milesi & al. 2002). Ese tipo de respuestas variables o inconsistentes también han sido encontradas en granívoros de otros ambientes áridos (Wiens 1985a, Dean & Milton 2001). Los resultados de este trabajo, en cambio, muestran a las aves granívoras haciendo un uso restringido del espacio dentro del algarrobal a escala de mesosito (áreas de 10 m de radio), un resultado que no solo es válido para el gremio en general sino también para cada una de las principales especies que lo integran. Las aves usan más que lo esperado (de acuerdo a su disponibilidad) los mesositos con mayor cobertura de arbustos, de subarbustos y de mantillo, pero especialmente evitan aquellos sectores con menor cobertura de la

vegetación (con más suelo desnudo) y alejados de los árboles. A escala de micrositio (áreas de 1 m de radio), en cambio, no aparecen zonas del espacio multivariado definido por las dimensiones más importantes de la heterogeneidad de la estructura de la vegetación que no sean usadas por las aves. Esto es, no parece haber micrositos no usados (evitados) por el conjunto de aves para buscar semillas, aunque este resultado no es homogéneo entre las especies (ver abajo). Dado que siempre se midieron micrositos y mesositos en el mismo lugar (i.e., cada micrositio medido estaba dentro de un mesosito medido) y que el conjunto de variables medidas a cada escala es prácticamente el mismo, la combinación de resultados indica que hay una cierta independencia de las medidas de heterogeneidad a ambas escalas y que podría haber una cierta jerarquía en el uso del espacio por las aves granívoras. ¿Cómo se explica que en el mismo ambiente haya sectores no usados a una escala pero eso no sea evidente al analizarlo a una escala menor? El análisis a la escala menor indica que los micrositos de todas las características estructurales pueden ser usados, incluso aquellos semejantes a los que predominan en mesositos que no son usados. El uso de los micrositos dependería más de dónde están ubicados que de sus propias características: serían menos usados aquellos ubicados dentro de áreas mayores (mesositos) que son evitadas (FIGURA 2.9). Esto refuerza la idea acerca de la dependencia de los patrones observados con la escala a la que se hacen las observaciones y de la necesidad de incluir información acerca del uso del espacio a más de una escala: si solo se hubiese estudiado el patrón a escala de micrositio se podría haber concluido erróneamente que no hay una marcada distinción espacial dentro del algarrobal por parte de las aves granívoras.

Aunque sin restricciones absolutas, a la escala de micrositio es posible detectar un uso del espacio por parte del gremio de aves granívoras levemente sesgado hacia zonas con mayor cobertura (respecto a lo esperado de acuerdo a su disponibilidad en el ambiente). Una primera interpretación de ese patrón sesgado a escala de micrositio podría ser que está en relación con la oferta total de semillas en el banco del suelo, que también está asociada a la presencia de mantillo y cobertura leñosa. Sin embargo, ese leve sesgo a nivel del gremio es en realidad la mezcla de un patrón muy sesgado para el consumo predispersivo de semillas y uno casi azaroso para el consumo de semillas del suelo, y la heterogeneidad espacial de las semillas no es la misma en cada una de esas condiciones (ver LAS SEMILLAS en CAPÍTULO 1). La disponibilidad de semillas tiene una fuerte influencia sobre el uso del espacio de alimentación por las aves granívoras a escala de micrositio, aunque no de la manera esperada. Como el uso del espacio varía según el tipo de consumo, la influencia más importante de la disponibilidad de semillas está dada por la fenología (variación temporal de la producción y dispersión de semillas) y su influencia sobre la heterogeneidad espacial de las semillas en sentido vertical:

⁷ Johnson & al. (2000) encontraron que *Larrea* y *Prosopis* resultan también los principales géneros para caracterizar la heterogeneidad de la vegetación a escalas mayores que la de este trabajo (tanto grano como extensión) en el norte del desierto de Chihuahua.

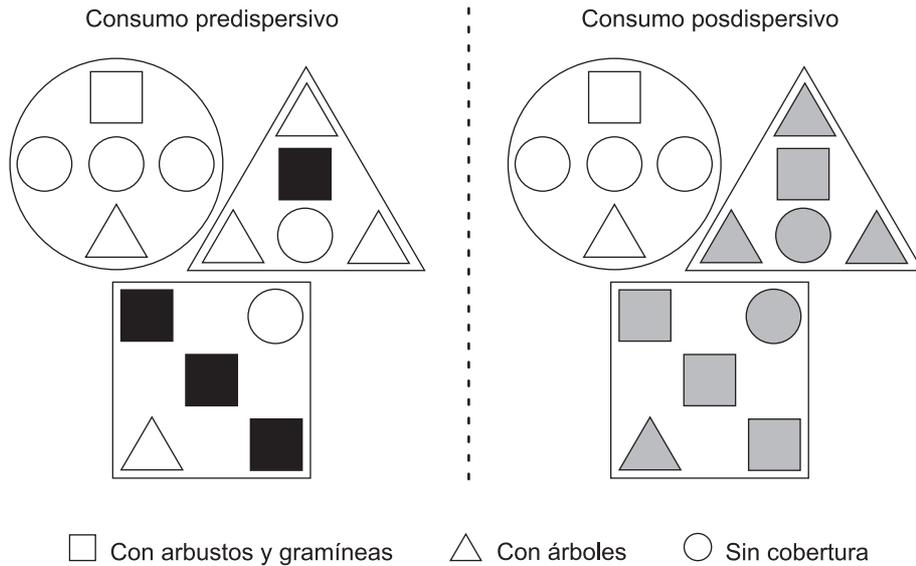


FIGURA 2.9. Esquema del uso del espacio por las aves granívoras para alimentación predispersiva (semillas de las plantas) y posdispersiva (semillas del suelo) dentro del algarrobal en función de las características de la vegetación a dos escalas. La forma de las figuras está asociada a las características principales o más frecuentes de la vegetación del sitio. Los mesositorios (figuras grandes) resultan caracterizados por la cantidad de micrositios (figuras pequeñas) que lo constituyen; las figuras llenas son los sitios usados más frecuentemente. El uso que recibe un micrositio para alimentación posdispersiva está más de acuerdo con su entorno (i.e., con el tipo de mesositorio en que se encuentra) que con las características de su cobertura y estructura, mientras que el uso para alimentación predispersiva depende tanto de las características del micrositio como del mesositorio. En este esquema no se representan las coberturas proporcionales de micrositios o mesositorios en el ambiente (si así fuera, en este ejemplo se habría encontrado una evitación de los micrositios sin cobertura durante la alimentación posdispersiva).

la proporción de observaciones de consumo pre y posdispersivo de semillas en cada estación siguió lo esperado de acuerdo a la variabilidad temporal de la oferta de semillas en las plantas y en el suelo. El gremio, evaluado como un todo, parece “rastrear” esos cambios fenológicos, lo que podría interpretarse como un cambio general de estrategia de alimentación asociado a un cambio en la selectividad del uso del espacio. Sin embargo, la influencia de este fenómeno sobre el uso del espacio sólo es satisfactoriamente explicada cuando se consideran las características especie-específicas y las variaciones estacionales de la composición del gremio. Las especies tienen estrategias de alimentación y patrones de uso del espacio diferentes, y los patrones espaciales a nivel gremial dependen de los cambios en sus importancias relativas como granívoros, en parte por su plasticidad (que también difiere entre especies) pero especialmente por los cambios en sus abundancias. Si bien no es un objetivo de este trabajo el de evaluar las dietas o la demografía de las aves, la variación en el número de observaciones de consumo de semillas por el gremio de aves granívoras asociada con la fenología, debida a modificaciones de las abundancias poblacionales, dietas y comportamientos de alimentación de las especies constituyentes sugiere un efecto “desde abajo” que estaría actuando a través

de una mezcla de lo que tradicionalmente se consideran efectos numéricos y efectos funcionales. Por ejemplo, *Zonotrichia capensis*, que come casi exclusivamente del suelo y hace un uso del espacio no sesgado a escala de micrositio, constituye la gran mayoría de las observaciones de consumo posdispersivo de otoño e invierno, cuando es más abundante. Las especies del género *Poospiza*, mayormente predispersivas, mantienen el uso selectivo del espacio durante todo el año, ya que *P. ornata* migra y está presente en Ñacuñán sólo durante la época reproductiva y *P. torquata*, aunque está presente todo el año, sólo consume semillas en otoño-invierno (Marone & al. 1997, 2001, Lopez de Casenave 2001; ver LOS GRANÍVOROS en CAPÍTULO 1); la importancia relativa de este género a nivel gremial, sin embargo, resulta mayor en verano y otoño (cuando hay más semillas de gramíneas en las plantas). *Saltatricula multicolor*, con un consumo más parejo de semillas del suelo y de las plantas y con una abundancia menos variable a lo largo del año, muestra un patrón de uso del espacio intermedio. De la misma manera que ocurre al evaluar el patrón a nivel gremial, el uso del espacio por *Saltatricula multicolor* resulta de agregar observaciones de alimentación predispersiva espacialmente sesgadas, como las de las especies del género *Poospiza*, y de alimentación posdispersiva no diferen-

tes de lo esperado por azar, como el patrón descripto para *Zonotrichia capensis*⁸.

Aunque el patrón espacial de consumo según las características de la vegetación es solo levemente sesgado a escala de micrositio cuando se lo analiza desde el punto de vista del gremio de aves, desde el punto de vista de una semilla la probabilidad de que sea consumida es muy diferente entre micrositios según se encuentre en la planta o ya haya dispersado. La alimentación predispersiva está sesgada hacia los sitios con mayor cobertura de vegetación y de mantillo, en particular hacia micrositios con gramíneas y arbustos. Eso está dado muy probablemente porque la mayoría de las observaciones de este tipo de consumo corresponden a las dos especies del género *Pooecetes*, que comparten la técnica de alimentación predispersiva que consiste en remover las semillas de gramíneas desde las panojas mientras están perchadas en ramas bajas de plantas leñosas (Lopez de Casenave 2001, Lopez de Casenave & al., datos no publicados; observación personal). Dado que la planta leñosa más abundante en este ambiente es la jarilla *Larrea divaricata*, y que el mantillo está asociado con la cobertura de leñosas, entonces no es sorprendente observar un uso de micrositios del gremio sesgado hacia aquellos con cobertura de arbustos (la percha) y de gramíneas (la planta de la cual se toman las semillas). Las características de los micrositios preferidos están asociadas con una alta abundancia relativa de semillas en el suelo (ver LAS SEMILLAS en CAPÍTULO 1). Sin embargo, las aves las están consumiendo directamente desde las plantas, por lo que la alta disponibilidad de semillas en el suelo estaría correlacionada pero no sería un factor causal de la selección. El proceso de selección no estaría dado por la evaluación de la disponibilidad relativa de semillas entre micrositios sino más bien por una restricción de tipo comportamental: la necesidad de contar con perchas rígidas para remover semillas de plantas cercanas. En varios trabajos sobre uso de sitios de alimentación se han reportado correlaciones morfológicas y comportamentales especie-específicas en el uso del espacio por aves filogenéticamente cercanas o de hábitos similares (generalmente insectívoros), las que han sido interpretadas como adaptaciones o bien como restricciones evolutivas (Osterhaus 1962, Robinson & Holmes 1982, 1984, Winkler & Leisler 1985, Klopfer & Ganzhorn 1985, Holmes & Robinson 1988). El modo de alimentación, relacionado con la morfología,

puede tener consecuencias sobre la dieta de las especies (Huey & Pianka 1981), por lo que se espera que estas aves estén consumiendo preferentemente aquellas especies (o los individuos de las especies) que ofrecen semillas junto a las plantas leñosas. Las plantas en la periferia de arbustos deberían sufrir una reducción más importante de su producción a causa del consumo predispersivo por parte de las aves, especialmente si están en un mesotipo con alta cobertura de leñosas y relativamente cerca (<4 m) de árboles. La preferencia de las aves por aquellas plantas cerca de la cobertura leñosa podría ser uno de los motivos por los que se observa una entrada menor de semillas de gramíneas al banco del suelo en esas zonas a pesar de que no hay una diferencia en la cobertura de gramíneas entre zonas con o sin cobertura leñosa (Marone & al. 1998a). Lamentablemente no hay información sobre la distribución de las especies de gramíneas o de la producción de sus semillas en función de la distancia a perchas como para poner esta hipótesis a prueba. Sin embargo, de las observaciones de predación predispersiva de verano-otoño en las que se pudo determinar la especie consumida, seis de las siete (86%) observaciones de *P. ornata* y cinco de las siete (71%) de *P. torquata* fueron de semillas de *Setaria* o *Digitaria*, dos especies que constituyeron poco más del 25% de la cobertura de las gramíneas (según las medidas en los sitios ubicados al azar) pero que son frecuentemente encontradas debajo o en la periferia de plantas leñosas (observación personal).

En el caso de la predación posdispersiva, a escala de micrositio no se distingue un patrón selectivo en ninguna estación del año (con la posible excepción del uso restringido de micrositios con cobertura muy alta de arbustos, subarbustos y mantillo, probablemente por resultar físicamente inaccesibles), y solo se observa una tendencia a evitar los mesotipos más abiertos, con más suelo desnudo, alejados de los árboles. No parece que las aves estén restringiendo su uso del espacio a escala de micrositio en función de la disponibilidad relativa de semillas en el suelo. Si es cierto que la muestra obtenida está relacionada con la cantidad de tiempo que los animales pasan alimentándose en cada micrositio, entonces las aves no solo no restringen su uso del espacio en función de la cantidad de alimento disponible sino que tampoco están alimentándose más (tiempo y cantidad de alimento) en aquellos micrositios con más semillas sobre el suelo. La preferencia por mesotipos con más cobertura podría deberse a que allí habría más micrositios cubiertos, con alta cantidad de semillas. Sin embargo, si bien no se cuenta con información acerca de la heterogeneidad de la oferta de semillas a escala de mesotipo, no parece que la heterogeneidad observada a escalas menores pueda extrapolarse automáticamente. Por ejemplo, los mesotipos usados y disponibles no difirieron en la cobertura de gramíneas, que podría ser el factor causal de la diferencia de abundancia de semillas a la escala mayor. Además, ese factor no explicaría el uso restringido de sitios de alimenta-

⁸ Como la proporción de observaciones de cada tipo de consumo varió a lo largo del tiempo de acuerdo a la fenología, esa variación también permite explicar los patrones estacionales de uso del espacio por el gremio de aves. Por ejemplo, no se detecta un patrón de uso selectivo en primavera, cuando la mayoría de las observaciones son de consumo posdispersivo (especialmente no selectivo), pero es muy notable en verano, cuando son mayoría las observaciones de consumo predispersivo (especialmente selectivo). Estos resultados no fueron presentados en forma detallada en este capítulo precisamente porque son redundantes.

ción a mayor distancia de los árboles, excepto que fuera por una correlación con lo anterior. Parece más probable que la preferencia a la escala de mesosito se deba a un factor distinto que la extrapolación de la heterogeneidad conocida a escalas más pequeñas del banco de semillas. Esta relación se explorará con mayor profundidad en el próximo capítulo. De la misma manera, la relación entre el uso del espacio por los granívoros para alimentarse de semillas del suelo y los patrones espaciales de abundancia de semillas en el banco del suelo se discutirá en el CAPÍTULO 5, integrando los distintos resultados.

Un problema de este análisis es que agrupa datos temporales (observaciones estacionales de distintos años) en los que las condiciones ambientales y las decisiones de uso del espacio pueden haber sido diferentes. Esto puede ocultar patrones selectivos que cambian entre años (Schooley 1994). A esto se suma que el análisis realizado para evaluar la selección del espacio usa mediciones de disponibilidad (1996–1997) y de uso (1997–2000) que no fueron totalmente simultáneas. Si bien el problema se intentó minimizar mediante el diseño experimental (estimando la disponibilidad con medidas de todas las estaciones, que no resultaron diferentes, y eliminando la información relacionada con la cobertura de plantas anuales, las más variables intra e interanualmente), aún puede ser que la cobertura general de plantas perennes se haya modificado entre esos años. En particular, las lluvias abundantes durante 1998–2000 podrían haber tenido un efecto general sobre la cobertura de gramíneas perennes (Marone & al., datos no publicados) y aún incluso ligeramente sobre la cobertura de arbustos. Si ese fuera el caso, podría ser que, por ejemplo, el patrón detectado de selección de mesositos con mayor cobertura (Eje 1) sea un artificio producido porque al tomar esas mediciones la disponibilidad ya había cambiado. En ese caso, si no hubiese selección (i.e., si los sitios usados fueran una muestra al azar de los disponibles en ese momento) se esperaría un aumento a lo largo del tiempo de la cobertura de la vegetación en los sitios usados. Pero esto no se observa para la cobertura de los grupos de plantas que resultaron más relevantes y a su vez potencialmente variables: gramíneas (regresión lineal: $R^2 = 0.009$, $F_{1,74} = 0.699$, $P = 0.406$) y arbustos

($R^2 = 0.007$, $F_{1,74} = 0.537$, $P = 0.466$). Por lo tanto, no es probable que los patrones de uso sesgado hacia mesositos con mayor cobertura sean solo un producto del cambio temporal en la cobertura de la vegetación. De todas formas, en el próximo capítulo se evaluará la selección de sitios de alimentación comparando la disponibilidad y el uso en forma simultánea.

En resumen, el patrón detectado de selección de sitios de alimentación en el algarrobal depende de la escala de observación y de las características especie-específicas de las aves granívoras. Esto último está relacionado tanto con la ubicación de las semillas consumidas (en pie o en el suelo) como con la época del año, a través de la fenología y de los movimientos migratorios y cambios de dieta de las aves. Las aves granívoras en conjunto parecen explorar los micrositios de todas las características disponibles (al menos considerando a las principales características de la vegetación), pero preferentemente dentro de mesositos con mayor cobertura y mantillo (o, más bien, evitando las áreas con menor cobertura vegetal, más suelo desnudo y alejadas de los árboles). La predación predispersiva, particularmente por las especies del género *Poospiza* (*P. torquata* en la época invernal y *P. ornata* en la estival), está dirigida a aquellos micrositios con mayor cobertura de arbustos y gramíneas. Esto está de acuerdo con, y probablemente esté determinado por, su técnica de alimentación, que consiste en extraer semillas de las espigas de las gramíneas desde perchas cercanas. No hay un uso selectivo a escala de micrositio para el consumo posdispersivo, a pesar de que las diferencias en la oferta de semillas totales son muy importantes. Desde el punto de vista de las semillas, la probabilidad de ser removidas sería menor en los mesositos más abiertos (i.e., con menor cobertura de leñosas y de mantillo) y, cuando aún están en la planta, en aquellos micrositios alejados de la cobertura leñosa. Una vez dispersadas, la vulnerabilidad de las semillas a la predación por aves no depende en forma relevante de las características estructurales del micrositio en que se encuentran (con la probable excepción del menor uso de micrositios con densidades muy altas de arbustos y subarbustos para el consumo posdispersivo, probablemente por un problema de accesibilidad).

PATRONES DE GRANIVORÍA POR AVES A VARIAS ESCALAS: TÉCNICA EXPERIMENTAL

INTRODUCCIÓN

En el planteo de esta tesis se postuló que la abundancia de semillas en el suelo estaría relacionada, como causa o como consecuencia, con el uso selectivo del espacio por parte de las aves granívoras debido a que la disposición espacial de las semillas está muy correlacionada con la estructura de la vegetación y con el tipo de cobertura del suelo (ver CAPÍTULO 1). Si la distribución del alimento condiciona la utilización del espacio, puede esperarse que éste sea seleccionado por los granívoros siguiendo las variaciones espacio-temporales del recurso semillas (un efecto espacial “desde abajo” o *bottom-up*). Pero los granívoros podrían tener un efecto sobre las variaciones en la cantidad y en la distribución espacial de las semillas, por lo que también es de esperar que la abundancia de semillas en el suelo refleje la selección de sitios de alimentación por las aves (un efecto espacial “desde arriba” o *top-down*). Si los granívoros se alimentaran más donde hay más semillas, el efecto sería homogeneizador; si el uso del espacio estuviese determinado por otro factor, actuando a la misma u a otra escala, el banco de semillas (y potencialmente las plantas adultas) podría resultar espacialmente heterogéneo por la acción de las aves. El escenario es algo más complejo porque tanto la abundancia y composición de las semillas como la abundancia, comportamiento y requerimientos de las aves cambian a lo largo del año.

En el capítulo anterior, utilizando una técnica basada en la observación directa de las aves alimentándose, no se encontró un patrón selectivo a escala de micrositio durante el consumo posdispersivo de semillas (i.e., semillas del suelo), pero sí a una escala mayor (denominada “mesositio”) en relación una mayor cobertura de la vegetación leñosa alta y a una menor distancia a los árboles. Ese análisis tenía inconvenientes potenciales como el agregamiento de observaciones de momentos diferentes y su comparación contra una medida de disponibilidad anterior, o por tener pocas observaciones en cada condición (y, por lo tanto, resultar un análisis poco potente) al intentar clasificar a las muestras por estación del año y tipo de predación o

especie de ave. En este capítulo se utilizará una técnica experimental para evaluar la selección de micrositios de alimentación en cada una de las cuatro estaciones del año por separado, comparando el uso con la disponibilidad en cada momento. En particular, se hará foco en el consumo posdispersivo, que es el que se espera que esté relacionado con la abundancia de semillas en el banco del suelo, del cual se conoce su heterogeneidad a escala de micrositio (ver CAPÍTULO 1).

La técnica usada consistió en ofrecer semillas en sitios específicos en el campo y comparar las características estructurales y florísticas de aquellos donde la semilla fue removida (uso) con las del total de esos sitios (disponibilidad), medidas como en la experiencia anterior (CAPÍTULO 2). A diferencia de los trabajos en que se utilizan experiencias de remoción de semillas para estimar tasas de granivoría (e.g., Mares & Rosenzweig 1978, Morton 1985, Vásquez & al. 1995, Lopez de Casenave & al. 1998), en los cuales se estiman las tasas máximas de remoción de semillas ofreciendo semillas *ad libitum*, en este se intenta explícitamente no modificar de manera significativa la disponibilidad de semillas. De esta manera se minimiza el “efecto cebadero” para no alterar el comportamiento de los granívoros, en particular en su aspecto espacial. El propósito es detectar los sitios que las aves granívoras utilizan normalmente para buscar y remover semillas, y no estimar cuántas semillas pueden llegar a ser removidas o evaluar qué sitios son capaces de usar si allí hubiese una cantidad extraordinaria de alimento. Aunque no es frecuente, algunos trabajos han hecho explícitas o analizado las diferencias entre ambas aproximaciones (e.g., Manson & Stiles 1998, Kelt & al. 2004b). Además, teniendo en cuenta el objetivo de analizar las influencias mutuas entre aves y semillas, el tiempo de oferta de las semillas en el campo es un compromiso entre poder detectar las claves que usan las aves sin atraerlas ni entrenarlas (para lo cual debe ser breve) y poder inferir las consecuencias sobre la supervivencia de las semillas (para lo cual debe ser prolongado, e.g., el tiempo entre su dispersión y su potencial germinación).

Aunque esta técnica tiene ventajas para los objetivos planteados, también presenta desafíos para el análisis estadístico. Por un lado, la evidencia es asimétrica: de la remoción de la semilla de cada micrositio se infiere su uso como sitio de alimentación, pero la no-remoción (en una experiencia breve) no es evidencia suficiente para confirmar que esos micrositios no son usables y que las semillas allí ubicadas están “seguras”. Esta diferencia entre la “ausencia de evidencia” y la “evidencia de ausencia” es un problema característico de los estudios de uso del espacio (e.g., ver Bombay & al. 2003) que vuelve inapropiados o sujetos a una cantidad de error no estimable aquellos tratamientos estadísticos que se basan en una clasificación en grupos excluyentes (e.g., análisis discriminante), que suponen que la heterogeneidad de los sitios usados y disponibles es igual (ver CAPÍTULO 1) o que se basan en asignar a la ausencia de evidencia de uso una probabilidad de uso igual a cero (e.g., regresión logística). Esto puede afectar el valor del modelo predictivo generado (Brennan & al. 1986) y la estimación de la relevancia de las variables “causales” (Tyre & al. 2003). Afirmar la ausencia de uso al no haber detectado remoción en el período de muestreo cuando en realidad el sitio es usado o usable eleva el error de falsos-negativos (ver Brennan & al. 1986, Hirzel & al. 2002). Por otro lado, cada vez es mayor el reconocimiento de que los diseños experimentales y análisis estadísticos de los datos ecológicos deben incorporar el hecho de que éstos no son independientes a alguna escala espacial o temporal (Dutilleul 1993, Legendre 1993, Manson 2000, Fortin & al. 2002, Keitt & al. 2002, Legendre & al. 2002, Liebold & Gurevitch 2002). En el CAPÍTULO 2 se vió que podría haber selección del espacio por las aves a una escala mayor a la de micrositio, por lo que el uso de los micrositios podría depender no solo de sus características sino de dónde están ubicados (e.g., el uso de un micrositio sin cobertura podría ser distinto si está rodeado de micrositios iguales o si está al lado de un árbol). La disposición conocida (y sistemática) de las semillas ofrecidas en el campo permite

analizar los datos teniendo en cuenta su relación espacial, y cambiar la escala de los análisis para evaluar la selectividad de los patrones de uso del espacio bajo distintos supuestos. Pero muchas de las técnicas de análisis estadístico desarrolladas para contemplar explícitamente la interdependencia parcial entre sitios de muestreo necesitan de variables respuesta continuas (e.g., análisis autorregresivos: Keitt & al. 2002, Legendre & al. 2002), mientras que el uso o no uso de un sitio es una respuesta binaria (ver detalles en MÉTODOS de la PARTE I, a continuación). En este capítulo se utilizan y se proponen una serie de técnicas para poder enfrentar ambos desafíos.

En resumen, el objetivo de este capítulo es evaluar experimentalmente la selectividad de los patrones de uso del espacio por las aves granívoras en el algarrobal del desierto del Monte central (Ñacuñán, Mendoza), comparando los sitios donde remueven semillas ofrecidas en el suelo (uso) con el conjunto de los sitios donde se ofrecen semillas (disponibilidad). Esos sitios serán caracterizados por la estructura de la vegetación en su entorno inmediato y su descripción se comparará con la categorización utilizada previamente para estudiar el banco de semillas, para validar la interpretación del uso observado en relación a la heterogeneidad temporal y espacial del banco de semillas del suelo a esa escala. Cada sitio de oferta de semillas también será caracterizado por su posición respecto a otras estructuras y a los demás sitios (e.g., coordenadas relativas), de manera de poder evaluar si hay alguna relación de los micrositios de alimentación a escalas espaciales mayores. A lo largo de este capítulo se hará énfasis en la relación y los cambios entre las escalas espaciales y temporales del diseño experimental y de los análisis estadísticos, modificando criterios de los análisis (supuestos acerca de la disponibilidad y los niveles de selección, estratificación y cambios de extensión, estimación de autocorrelación espacial y agregamiento del consumo) para poder comparar e integrar los resultados entre sí y con los obtenidos previamente en éste y en otros trabajos.

PARTE I. EL USO DE MICROSITIOS DE ALIMENTACIÓN Y SUS CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES Y FLORÍSTICAS

MÉTODOS

La experiencia consistió en comparar las características estructurales y florísticas de micrositios donde las aves removieron semillas ofrecidas experimentalmente en el campo (= uso) con el conjunto de micrositios donde se colocaron semillas (= disponibilidad). Las semillas se ofrecieron en pies de copas plásticas descartables invertidos, enterrados de manera tal de quedar a 2–3 cm por sobre la superficie del suelo, para evitar el acceso de las hormigas (Kelrick & al. 1986, Lopez

de Casenave & al. 1998). A la parte superior de cada pie plástico (originalmente la base de la copa), de 6 cm de diámetro, se le adhirió suelo local para darle color y textura similar al entorno (FIGURA 3.1). Trescientos pies plásticos (a partir de ahora “copitas”) fueron dispuestos cada 5 m en tres grillas de 10×10 separadas dentro del algarrobal, al menos a 80 m entre sí (grilla J, grilla F y grilla V; FIGURA 1.1, pág. 6). Siguiendo un esquema experimental basado en el de Thompson & al. (1991), al amanecer se colocó en cada copita una única semilla de moha (*Setaria italica*), una semilla comercial

consumida por las aves en experiencias previas (Lopez de Casenave & al. 1998) y similar, aunque algo más grande, a la de *Setaria leucopila*, una gramínea presente en el algarrobal. Sólo se colocó una semilla en cada copita de manera de no atraer a las aves a sitios normalmente no usados para buscar alimento (“efecto cebadero”) y porque era más sencillo determinar rápidamente si el sitio había sido usado o no. En una experiencia piloto se observó que la determinación del uso de los sitios por aves con una o pocas (diez) semillas de moha por copita era igual, ya que la remoción resultaba binaria (todo o nada): sobre 25 casos con diez semillas en donde hubo remoción, en 23 (92%) las consumieron todas, y en los otros dos solo dejaron una semilla. Tampoco la proporción de copitas usadas luego de tres días consecutivos de oferta fue diferente según tuvieran 1 o 10 semillas (0.58 vs. 0.60, respectivamente). Por lo tanto, en este caso no es posible obtener una variable respuesta continua manteniendo la oferta de semillas baja y por poco tiempo para no atraer o entrenar a las aves (contrastar con Manson & Stiles 1998). El número de semillas de gramíneas esperable en un área del tamaño de la superficie de cada copita es de 2.4 (suelo desnudo en primavera) a 19.3 (bajo arbustos altos en invierno) según datos de banco de semillas por tipo de micrositio en primavera e invierno de 1998 (L. Marone, datos no

publicados). En términos de biomasa/área, la oferta en cada copita (una semilla de 2.6 mg/28 cm²) es similar a la biomasa de gramíneas promedio encontrada en invierno de 1998 en el algarrobal (2.53 mg/28 cm²) y un 37% mayor a la encontrada en primavera de 1998 (1.89 mg/28 cm²), pero solo constituye el 36% de la biomasa total promedio de semillas consumibles (aquellas presentes en la dieta de al menos alguno de los emberízidos granívoros, Lopez de Casenave 2001) en esas mismas estaciones (7.22 mg/28 cm² y 7.13 mg/28 cm², respectivamente).

Al atardecer de cada día de oferta las copitas fueron revisadas, registrando aquellas donde la semilla había sido removida. Esto fue hecho por dos días consecutivos (i.e., aproximadamente dos períodos de 12 horas) en cada una de las cuatro estaciones desde agosto de 1998 (invierno) hasta mayo de 1999 (otoño). Los horarios de inicio (amanecer) y finalización (atardecer) del período de oferta de semillas fueron estandarizados según la definición del período diurno civil (“civil twilight”) del Observatorio Naval de los Estados Unidos (cuando el centro del Sol refractado cruza los 6° bajo el horizonte; la hora local correspondiente para cada día se obtuvo de <http://aa.usno.navy.mil>). Dado que la remoción de semillas no resultó independiente entre el primero y el segundo día de la experiencia en ninguna de las cuatro estaciones (pruebas de independencia en tablas de contingencia 2×2 con factores binarios “remoción en día 1” y “remoción en día 2”; pruebas exactas de Fisher: en los cuatro casos $\chi^2 > 14.15$, $P < 0.001$, $n = 300$), con un exceso de observaciones respecto a lo esperado en las celdas “doble remoción” y “no remoción” (i.e., lo que ocurrió en uno de los días tendió a repetirse en el siguiente), el consumo fue definido considerando los dos días consecutivos. Esto es, se definió como copita usada a aquella donde la semilla fue removida al menos en alguno de los dos días.



FIGURA 3.1. Uno de los 300 dispositivos de oferta de semillas (“copita”) con la semilla de moha (*Setaria italica*) ofrecida.



FIGURA 3.2. Huellas de ave alrededor de la copita donde la semilla fue removida, durante la puesta a prueba del supuesto de que los organismos diurnos que remueven semillas son las aves.

TABLA 3.1. Resultados de las dos experiencias de registro de huellas. Se detalla en cuántos de los 50 dispositivos establecidos en cada estación del año la semilla fue removida o no y, para cada grupo, en cuántos se registraron exclusivamente huellas de ave, huellas de aves junto con huellas de otros animales, sólo huellas de otros animales, o bien no se registraron huellas (o, habiendo marcas, no fue posible identificar a qué organismo pertenecían).

	Invierno	Verano
Semilla removida	35	9
sólo con huellas de ave	32	7
huellas ave + otras	1	1
sólo con otras huellas	0	0
sin huellas o no clasificables	2	1
Semilla no removida	15	41
con huellas ave	0	0
con otras huellas o no clasificables	3	8
sin huellas	12	33
Total	50	50

El período de oferta de semillas fue de aproximadamente 23.5 h en la experiencia de invierno, 28.5 h en primavera, 29.5 h en verano y 23.3 h en otoño.

El consumo de semillas fue asignado a las aves granívoras, particularmente a las de las especies de la familia Emberizidae: *Zonotrichia capensis*, *Saltatricula multicolor*, *Dinca dinca*, *Poospiza ornata* (migratoria, solo presente en primavera-verano) y *Phrygilus carbonarius* (Marone 1992, Marone & al. 1997). Hay otras especies de aves en Ñacuñán que pueden consumir semillas, pero es menos probable que hayan removido semillas de estos dispositivos porque son raras u ocasionales o por su estrategia de alimentación: *Poospiza torquata*, *Catamenia analis*, *Zenaidura auriculata*, *Columba maculosa*, *Columbina picui*, *Carduelis magellanica*, *Molothrus bonariensis*, *Passer domesticus*, *Eudromia elegans* y *Nothura darwinii*. El consumo por hormigas fue evitado físicamente ya que las hormigas que podrían remover esta semilla en Ñacuñán no acceden por la forma del dispositivo (no pueden caminar dorso-abajo por la superficie lisa horizontal de la copita). Los roedores que podrían comer semillas en Ñacuñán son de hábito nocturno y en este caso se consideró la remoción de semillas entre el amanecer y el atardecer. Además de por observaciones y conocimientos previos, la asignación del consumo diurno a las aves está basada en experiencias anteriores de remoción de semillas de cebaderos en este mismo lugar (Lopez de Casenave & al. 1998), pero de todas formas se puso a prueba explícitamente. Para ello, se realizaron dos experiencias de registro de huellas, en invierno y en verano, modificando el diseño experimental original. Inmediatamente después de finalizar las experiencias de consumo se prepararon 50 dispositivos en una de las grillas, disponiendo y alisando suelo arcilloso tamizado (extraído de las inmediaciones) alrededor de cada una de las copitas. Se repitió

por un día la oferta de semillas registrando si habían sido removidas y el tipo de huella presente alrededor. Con este método de registro de huellas se pudieron distinguir huellas de aves (FIGURA 3.2), pequeños mamíferos, lagartijas e insectos (especialmente escarabajos). En la gran mayoría de los casos en los que la semilla fue consumida, las huellas encontradas alrededor de las copitas fueron exclusivamente de aves (91% en invierno y 78% en verano, TABLA 3.1). En ningún caso se encontraron solo huellas de otros taxa (i.e., sin huellas de aves) alrededor de las copitas donde la semilla había sido removida. Tampoco se encontraron huellas de ave en aquellas en que la semilla no había sido removida. Los resultados apoyan el supuesto de este diseño experimental de que los organismos diurnos que remueven semillas de este tipo de dispositivos son las aves.

Caracterización de los micrositios

El micrositio asociado a cada copita fue caracterizado mediante una técnica de interceptación puntual, que consistió en ubicar cuatro transectas de 50 cm de largo, orientadas según los puntos cardinales a partir del lugar ocupado por cada copita. Cada 10 cm sobre cada una de las transectas (= 20 puntos en cada micrositio), se colocó una vara de aluminio de 2 cm de diámetro y 1 m de altura, registrando las plantas perennes (leñosas y gramíneas) que la tocaban. En cada punto se registró, además, la presencia de vegetación por encima del metro de altura y la presencia sobre el suelo de mantillo denso (acumulación de restos vegetales tal que no permite ver el suelo debajo) o la ausencia de mantillo. Aunque todas las plantas fueron identificadas a nivel de género, se utilizaron las medidas de cobertura horizontal por estrato o “forma de vida” de las plantas perennes (árboles, arbustos altos, arbustos bajos o subarbustos, y gramíneas) por los mismos motivos que se explicaron en MÉTODOS del CAPÍTULO 2. También se midieron las distancias desde cada copita al borde del árbol, arbusto, subarbusto y gramínea más cercanos, a la vegetación en cuatro categorías de altura (<1 m, 1–2 m, 2–3 m y >3 m) y a los árboles de más de 3 m y los algarrobos de más de 4 m de altura. Las medidas de vegetación fueron tomadas en invierno de 1998 y fueron consideradas válidas para las estaciones siguientes (ver DISCUSIÓN en CAPÍTULO 2). Esta caracterización de los micrositios es muy similar a la utilizada en el capítulo anterior, pero abarca un área menor (de 1 m de diámetro en lugar de 1 m de radio) y no mide la cobertura en altura ya que esa información resulta redundante (ver RESULTADOS en CAPÍTULO 2).

Se realizaron análisis de componentes principales (PCA) para reducir el número de dimensiones de la matriz variables–micrositios. Esto permite analizar unos pocos ejes ortogonales que sintetizan la mayor parte de la variabilidad de las características de la vegetación a esta escala. Algunas variables fueron transformadas (transformaciones arcoseno, raíz cuadrada o

logaritmo) para mejorar su ajuste a una distribución normal (en especial para hacerlas más simétricas) y estandarizadas (el análisis se basó en la matriz de correlación). El número de componentes retenidos fue seleccionado considerando los criterios de Kaiser (autovalor > 1), el examen del “*scree-plot*” (valor de autovalor en función del número de componente) y el modelo de vara partida (Jackson 1993). El porcentaje de variabilidad original retenida (i.e., representada por los componentes retenidos) fue siempre mayor a 70%. Se aplicó la rotación de ejes Varimax para mejorar la correlación de cada variable original con alguno de los ejes retenidos, lo que facilita la interpretación de los ejes¹. Cada componente principal retenido fue considerado una variable para los análisis posteriores (el valor o *score* de cada micrositio resulta de una combinación lineal de las variables originales). En el caso de análisis que involucran simultáneamente a más de un componente (evaluación gráfica y de segregación espacial multidimensional, ver abajo), los valores de cada sitio fueron calculados como su valor multiplicado por el autovalor del componente correspondiente, de manera de mantener una relación entre ejes proporcional a la variabilidad total representada por cada uno de ellos (aunque esta corrección no modificó los resultados de manera relevante). La distribución de los 300 micrositios en el espacio generado por los componentes retenidos fue considerada como la disponibilidad o variación ambiental total a esa escala.

Comparación con la categorización a priori de trabajos previos

Para poder comparar los resultados con los de trabajos previos e interpretarlos en función de la disponibilidad de alimento (caracterización del banco de semillas: Marone & Horno 1997, Marone & al. 2004; experiencias de remoción de semillas: Lopez de Casenave & al. 1998), cada uno de los micrositios asociados a los dispositivos fue categorizado de acuerdo a los criterios utilizados en esos trabajos. Esa clasificación a priori de los microhábitats se basa en las características más conspicuas de la estructura de la vegetación perenne, en particular de la leñosa, y tiene cinco categorías: bajo árboles, bajo arbustos altos, bajo arbustos bajos, entre gramíneas, y suelo desnudo (ver INTRODUCCIÓN en el CAPÍTULO 2). Aproximadamente un cuarto de los micrositios (26%, $n = 79$) estaban ubicados en posiciones que resultaban intermedias de acuerdo a los criterios utilizados previamente, por lo que no eran claramente asignables a una de las categorías; se agruparon en una nueva categoría (“intermedios”) y no fueron usados para algunas comparaciones. Las categorías se describieron a partir de las variables de co-

bertura medidas y sus valores según los componentes principales retenidos se compararon mediante pruebas de Kruskal–Wallis. Además, se cuenta con datos del banco de semillas (L. Marone, datos no publicados) de muestreos hechos usando esas categorías en invierno de 1998 (i.e., en forma simultánea con la medición de las características de la vegetación de los micrositios y con una de las experiencias de oferta de semillas).

Selección de micrositios de alimentación

La selectividad del patrón de uso (i.e., diferencias entre los sitios usados y el conjunto de los sitios) se evaluó gráfica y estadísticamente. La evaluación gráfica consistió en representar los sitios usados en cada estación y los disponibles en un mismo gráfico de dispersión (x - y), con los valores sobre los ejes principales del PCA como ordenadas y abscisas. Si la remoción de semillas se restringe a algún sector en particular de la distribución de puntos disponibles entonces existe una selección de micrositios de alimentación que puede caracterizarse mediante las variables estructurales–florísticas. Además, este examen gráfico permite determinar si existen porciones del espacio multivariado disponible que no están siendo utilizados por las aves en una evaluación de corto plazo². Para evaluar estadísticamente los patrones espaciales en el espacio multivariado de los componentes principales retenidos, se utilizó una modificación del análisis de segregación espacial de patrones de puntos por medio de tablas de contingencia propuesto por Dixon (1994) (ver una explicación detallada en el CAPÍTULO 2). Este análisis permite evaluar si los sitios usados o si los disponibles que no fueron usados presentan autocorrelación espacial positiva en el espacio multivariado.

Se hicieron comparaciones estadísticas para detectar selección sobre cada uno de los componentes principales independientemente, comparando, en cada estación, uso (micrositios donde la semilla fue removida) y disponibilidad (todos los micrositios). Este análisis compara la distribución de los sitios efectivamente usados para alimentarse con lo esperado por azar si todo el ambiente fuera usado de manera uniforme (i.e. si cada punto tuviera la misma probabilidad de ser usado). Para evaluar la probabilidad de que los micrositios usados para alimentarse sean una muestra azarosa de los micrositios disponibles a escala del algarrobal, se tomaron muestras del mismo tamaño que la observada, en forma aleatoria (sin repetición) a partir de los 300 valores disponibles sobre cada componente en cada estación, calculando el promedio, la mediana y la varianza de cada una de ellas. Esto fue repetido un número elevado de veces (4999 para la media y 1999 para la mediana y la varianza) obteniendo una distribución de valores de cada parámetro es-

¹ Los mismos procedimientos fueron realizados, y los resultados examinados, tanto sin transformar las variables como sin aplicar la rotación de ejes, pero en todos los casos los resultados de los PCA fueron prácticamente iguales.

² Para una evaluación en una escala temporal más adecuada para estimar la probabilidad de supervivencia de las semillas, ver la PARTE III de este capítulo.

perados por azar. Esto constituye un análisis de aleatorización, con el número de repeticiones dentro de lo recomendado (Manly 1991, Crowley 1992, Potvin & Roff 1993, Adams & Anthony 1996). De esa distribución de valores generada se obtuvieron los percentiles 2.5%, 50% y 97.5%, de manera de definir el valor esperado y el intervalo con el 95% de los valores obtenidos por azar. La probabilidad P asociada a que el valor observado haya sido obtenido por azar se calculó como el doble del cociente entre el número de valores iguales o más extremos que el observado y el total de muestras extraídas, incluyendo a la observada (i.e., prueba de dos colas con $N = 5000$ o $N = 2000$; Crowley 1992)³. Como en otros métodos de aleatorización o de permutaciones, al generar la distribución esperada a partir de una muestra se eleva la muestra de sitios disponibles a la categoría de población estadística (Adams & Anthony 1996), y por lo tanto correspondería restringir la inferencia de los análisis a los 300 sitios donde se ofrecieron semillas. En este caso, sin embargo, eso ya está dado por el diseño experimental pues no se podría detectar la remoción de semillas allí donde no se ofreció una, y por lo tanto el total de sitios donde se ofrecieron semillas constituye efectivamente una población (de sitios) completa. El supuesto crítico para poder extrapolar los resultados es que esos sitios son una muestra representativa de los disponibles en todo el ambiente. Estos análisis suponen que la información acerca de la remoción en un micrositio es independiente de la de los demás, esto es, que la remoción de la semilla en uno de ellos no puede ser predicha por la de los otros (para una evaluación de este supuesto, ver RESULTADOS y, especialmente, la PARTE II de este capítulo). Los procedimientos de aleatorización se llevaron a cabo con rutinas programadas en Visual Basic for Applications 5.0 dentro de MS Excel 97 y en S-PLUS 6.2.

Estos análisis estadísticos se repitieron, en forma muy similar pero con ligeras variaciones del criterio de selección o de la escala del análisis (e.g., modificando los grupos “uso” y “disponibilidad”), debido a efectos inesperados en los patrones de remoción de semillas detectados; las diferencias se explican junto con la descripción de su causa y objetivos en la sección RESULTADOS.

³ En el caso del promedio, este procedimiento de aleatorización produce un resultado similar al uso del estadístico Z para evaluar la probabilidad asociada a que una muestra provenga al azar de una población estadística de parámetros conocidos, pero sin la necesidad de suponer una población infinita o una distribución normal de los valores. No necesitar de estos supuestos tiene mayor relevancia en este caso dada la interdependencia de los valores o *scores* de PCA por provenir de un procedimiento de cálculo que los involucra a todos simultáneamente (N. Giannini, com. pers.). En la práctica, debido al alto número de valores usados, los resultados se hacen más similares a los del estadístico Z con corrección para poblaciones de tamaño finito cuanto más simétrica es la distribución de los valores.

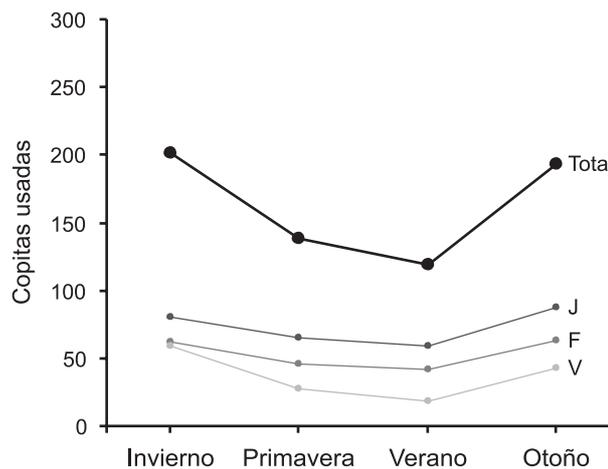


FIGURA 3.3. Número de copitas en las que la semilla fue removida en al menos uno de los dos días de oferta por experiencia estacional. El número total de copitas ofrecidas fue 300, en tres grillas (J, F y V) de 10 × 10.

RESULTADOS

El consumo total en cada estación (número de positivos donde la semilla fue removida) se presenta en la FIGURA 3.3. El patrón de variación estacional de consumo coincide con lo observado en experiencias de oferta de semillas anteriores (Lopez de Casenave & al. 1998) y es remarcablemente similar al obtenido por observación directa de los individuos en el capítulo anterior (ver TABLA 2.4, pág. 26): el consumo de semillas en el suelo por aves es mayor durante otoño e invierno, disminuye en primavera y presenta su mínimo en el verano.

Un resultado no esperado es que las grillas ($\approx 2000 \text{ m}^2$) mantuvieron un nivel relativo de consumo característico a lo largo del año: en la grilla J siempre hubo más consumo, la grilla F tuvo valores intermedios y la grilla V siempre fue la de menor remoción de semillas (i.e., la variación estacional fue paralela; FIGURA 3.3). De las 20 variables estructurales y florísticas medidas en cada sitio de oferta (TABLA 3.2), hubo cinco que difirieron entre grillas y que su valor promedio presentó el mismo orden que el del nivel de consumo: la distancia a árboles, a cobertura de más de 2 y de 3 m, a árboles de más de 3 m de altura y a algarrobos de más de 4 m de altura fueron menores en J, intermedias en F y mayores en V. Las coberturas de árboles por encima y por debajo del metro de altura mostraron diferencias estadísticas marginales ($P \approx 0.05$), en el orden inverso. Todas las variables indican lo mismo, ya que a mayor cobertura corresponde una menor distancia promedio. El resto de las variables no mostró diferencias significativas entre grillas o bien éstas tuvieron otro orden. La remoción de semillas a escala de la grilla podría estar relacionada con la densidad de árboles de más de 2 o 3 m de altura (ver más adelante y, en particular, la PARTE II de este capítulo).

TABLA 3.2. Valores (promedio ± DE) de las variables de cobertura (%) y de distancias (cm) medidas en los microsítios asociados a las 300 copitas, en conjunto y para cada una de las tres grillas por separado. Se presentan los resultados de pruebas de Kruskal–Wallis entre las grillas ($n = 100$ en cada una), indicando el valor del estadístico y su probabilidad asociada. Se destacan en negritas aquellos casos donde $P < 0.01$ y el orden de las medias de cada grilla es el mismo al del nivel de consumo observado (ver FIGURA 3.3). El valor de α corregido por Bonferroni para mantener α -global = 0.05 al examinar la hipótesis nula de que las muestras de las tres grillas provienen de la misma población estadística (utilizando 20 pruebas) es de 0.0025 (i.e., es rechazada).

	Total	Grilla			K-W	P
		J	F	V		
Coberturas (%)						
Gramíneas secas (en pie)	1.7 ± 4.4	2.8 ± 5.8	1.6 ± 3.9	0.9 ± 2.6	8.284	0.016
Gramíneas	35.1 ± 26.1	33.3 ± 24.0	44.5 ± 27.2	27.5 ± 24.3	21.061	<0.001
Subarbutos	29.4 ± 29.3	36.1 ± 33.2	21.1 ± 24.8	31.0 ± 27.6	11.922	0.003
Arbustos (< 1m)	28.7 ± 30.9	26.3 ± 29.3	30.3 ± 31.9	29.5 ± 31.5	0.985	0.611
Arbustos (> 1m)	35.9 ± 38.3	36.0 ± 37.4	37.8 ± 39.0	34.1 ± 38.7	0.674	0.714
Árboles (< 1m)	4.1 ± 11.9	5.7 ± 15.2	4.1 ± 10.0	2.5 ± 9.5	5.554	0.062
Árboles (> 1m)	12.6 ± 30.8	18.1 ± 36.9	12.8 ± 30.3	6.8 ± 22.8	6.241	0.044
Sin cobertura	31.9 ± 28.8	30.3 ± 28.4	29.7 ± 27.2	35.9 ± 30.6	2.675	0.263
Mantillo denso	44.3 ± 33.6	48.1 ± 32.7	44.2 ± 32.5	40.7 ± 35.4	2.385	0.304
Suelo desnudo	33.1 ± 31.3	32.1 ± 32.8	30.7 ± 30.5	36.7 ± 30.5	2.720	0.131
Distancias (cm)						
a gramíneas	12.6 ± 16.6	12.0 ± 15.1	10.7 ± 14.3	15.1 ± 19.7	3.624	0.163
a subarbutos	22.4 ± 31.4	17.5 ± 26.5	32.2 ± 38.6	17.4 ± 25.2	14.623	0.001
a arbustos	37.7 ± 57.0	41.7 ± 63.0	28.6 ± 39.2	42.9 ± 64.6	0.849	0.654
a árboles	189.5 ± 178.4	126.0 ± 103.8	195.9 ± 210.6	246.6 ± 183.2	22.980	<0.001
a <1m altura	4.1 ± 8.7	4.1 ± 9.5	4.5 ± 9.7	3.6 ± 6.7	0.900	0.638
a 1–2m altura	29.9 ± 45.4	26.1 ± 46.0	26.1 ± 36.9	37.5 ± 51.7	6.363	0.042
a 2–3m altura	96.0 ± 96.0	74.6 ± 82.4	96.8 ± 86.1	116.6 ± 112.9	9.639	0.008
a >3m altura	374.6 ± 290.1	243.9 ± 188.5	376.0 ± 295.5	504.0 ± 311.7	38.269	<0.001
a árbol >3m	428.1 ± 378.0	269.0 ± 227.3	349.0 ± 304.9	666.3 ± 444.7	48.691	<0.001
a algarrobo >4m	913.2 ± 678.2	559.5 ± 422.0	862.7 ± 550.8	1317.5 ± 783.3	55.386	<0.001

Caracterización de los microsítios

La mayoría de las variables de distancia a grupos de plantas y a cobertura en diferentes categorías de altura (e.g., distancia a gramíneas, distancia a cobertura <1 m) estuvieron altamente correlacionadas (en forma negativa) con las variables de cobertura estimadas, tanto a nivel general como de cada una de las grillas, ya que una alta proporción de valores de distancia fueron menores a 0.5 m (i.e., dentro del microsítio, el área alrededor de las copitas, donde se estimaron las coberturas). Sólo las distancias a cobertura de más de 3 m de altura y a los algarrobos de más de 4 m tuvieron menos del 25% de sus valores en esa categoría (TABLA 3.3). Además, más del 25% de los valores de esas mismas variables fueron mayores a 5 m, que es la distancia entre sitios de oferta contiguos (TABLA 3.3). Por lo tanto, las variables de distancia no fueron incluidas en los análisis que relacionan la remoción de semillas con las características de los microsítios, ya que o bien eran redundantes o mayormente aportaban información relacionada con la vegetación alrededor de cada uno (sobre su entorno o posición y no sobre las características estructurales dentro del microsítio). Las variables de distancia con esta última característica forman parte del análisis de la PARTE II de este capítulo.

TABLA 3.3. Distribución [número (porcentaje)] de las distancias entre las 300 copitas y distintos estratos o alturas de la vegetación en categorías relacionadas con el límite de los microsítios, tal como caracterizaron en este capítulo (50 cm) y en el CAPÍTULO 2 (100 cm), y con la distancia entre copitas de una misma grilla (500 cm). Nótese que la mayoría de las distancias a cobertura baja o a cobertura de gramíneas, arbustos y subarbutos están dentro de los microsítios tal como fueron definidos, y que sólo las variables relacionadas con las distancias a árboles (en negrita) tienen más de la mitad de sus valores mayores a 100 cm.

Distancias	≤50	51–100	101–500	>501
a algarrobo >4m	27(9.0)	6(2.0)	63(21.0)	204(68.0)
a árbol >3m	52(17.3)	17(5.7)	120(40.0)	111(37.0)
a >3m altura	32(10.7)	25(8.3)	163(54.3)	80(26.7)
a árboles	76(25.3)	33(11.0)	169(56.3)	22(7.3)
a 2–3m altura	130(43.3)	56(18.7)	113(37.7)	1(0.3)
a arbustos	218(72.7)	37(12.3)	45(15.0)	
a 1–2m altura	233(77.7)	36(12.0)	31(10.3)	
a subarbutos	248(82.7)	43(14.3)	9(3.0)	
a gramíneas	287(95.7)	12(4.0)	1(0.3)	
a <1m altura	298(99.3)	2(0.7)		

TABLA 3.4. Resultado del PCA de la matriz variables-micrositios. Se presentan las asociaciones entre las variables y los tres componentes principales (en negritas se resaltan las correlaciones [loadings] más importantes).

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Gramíneas	0.334	-0.138	0.648
Gramíneas secas (en pie)	0.085	0.061	0.752
Subarbustos	0.502	0.339	-0.435
Arbustos (< 1m)	0.789	-0.392	0.129
Arbustos (> 1m)	0.767	-0.396	0.133
Árboles (< 1m)	0.017	0.850	0.040
Árboles (> 1m)	0.121	0.865	-0.128
Sin cobertura	-0.872	-0.162	-0.176
Suelo desnudo	-0.875	-0.301	-0.167
Mantillo denso	0.877	0.292	0.094
Autovalores	3.892	2.121	1.295
% variabilidad explicada	38.9	21.2	12.9
% variabilidad acumulada	38.9	60.1	73.1

Los siguientes análisis, entonces, comparan el uso con la disponibilidad tomando a los micrositios de 1 m de diámetro como mínima superficie a analizar (i.e., el grano del análisis).

Los primeros tres componentes del PCA representan el 73% de la variabilidad de la matriz formada por los 300 micrositios y las 10 variables consideradas: las coberturas de grupos de plantas debajo y encima del metro de altura y las características de la superficie del suelo (TABLA 3.4). Los componentes tienen una interpretación casi idéntica a la obtenida para los micrositios y mesositos ubicados al azar en el algarrobal en la experiencia anterior (CAPÍTULO 2). El primer componente (Eje 1) representa la cobertura de la vegetación en general, con valores positivos asociados a la cobertura de arbustos por debajo y por encima del metro de altura, de subarbustos y de mantillo denso, y valores negativos asociados con la ausencia de cobertura vegetal y de mantillo. El segundo componente (Eje 2) representa la cobertura de árboles. En el tercer componente (Eje 3) está representada la cobertura baja perenne: las gramíneas hacia los valores positivos y los subarbustos hacia los negativos⁴. Al realizar el mismo análisis de PCA para cada una de las tres grillas por separado se obtuvieron resultados similares: los valores de los micrositios de una grilla sobre cada eje de la ordenación general estuvieron correlacionados con los correspondientes en las ordenaciones parciales (Correlaciones de Pearson, en todos los casos $n = 100$, $r > 0.8$,

⁴ Al igual que lo observado en el capítulo anterior, otros PCA realizados a partir de matrices con todas las especies registradas (12 especies con más de 1% de cobertura y presentes en al menos el 5% de los micrositios) produjeron esencialmente los mismos resultados en estos primeros ejes, debido a la gran dominancia de una o muy pocas especies en cada uno de los grupos (e.g., *Larrea divaricata* dentro de los arbustos).

$P < 0.001$, con excepción del Eje 3 de la grilla V: $r = 0.21$, $P = 0.03$). Esto indica que las variables de cobertura de la vegetación y del suelo más importantes para caracterizar la heterogeneidad a escala de micrositio se repiten, con importancia similar, en cada una de las parcelas. Por lo tanto, para los análisis siguientes se utilizaron los valores del PCA general.

Comparación con la categorización a priori de trabajos previos

En la TABLA 3.5 se presentan las medidas de la vegetación que se obtuvieron de los grupos de micrositios en cada una de las categorías basadas en los criterios a priori utilizados en trabajos anteriores (Lopez de Casenave & al. 1998, Marone & Horno 1997, Marone & al. 2004), así como sus valores en los componentes del PCA. Las categorías de microhábitats difirieron en sus valores en los tres componentes principales (Prueba Kruskal-Wallis, $n = 221$, g.l. = 4; Eje 1: $H = 144.27$, $P < 0.001$; Eje 2: $H = 113.87$, $P < 0.001$; Eje 3: $H = 35.42$, $P < 0.001$). A su vez, las categorías de microhábitat están en relación con la cantidad de semillas y con la composición relativa del banco de semillas en el suelo (ver LAS SEMILLAS en el CAPÍTULO 1). En la FIGURA 3.4 se presenta la biomasa de semillas de gramíneas y de dicotiledóneas herbáceas en cada una de esas categorías en el algarrobal sobre los dos primeros ejes del PCA. Ese patrón de abundancias de

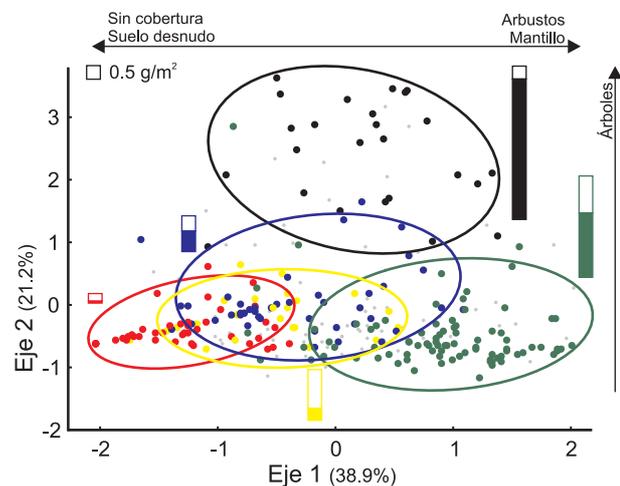


FIGURA 3.4. Relación entre las categorías a priori de microhábitat y los dos primeros componentes del PCA. Las categorías son: negro: árboles, verde: arbustos altos, azul: arbustos bajos, amarillo: gramíneas y rojo: sin cobertura (los puntos grises son micrositios de características intermedias). Las elipses contienen al menos el 90% de los micrositios de cada categoría. Las barras indican la biomasa de semillas de dicotiledóneas herbáceas (lleno) y de gramíneas (vacío) en el suelo correspondiente a cada categoría en invierno de 1998 (L. Marone, datos no publicados). La relación entre las barras es prácticamente igual si se grafica el número de semillas (0.5 g/m² corresponde aproximadamente a 2000 semillas/m²).

TABLA 3.5. Cobertura (porcentaje \pm DE) de las variables estimadas por intercepción puntual para grupos de micrositios categorizados a priori con los criterios usados en trabajos previos (ver MÉTODOS). También se presentan los valores (promedio \pm DE) sobre los componentes principales del PCA. La categoría “Intermedio” está formada por aquellos micrositios que no pudieron asignarse a ninguna de las categorías preestablecidas; nótese que sus valores resultan similares a los del conjunto de los micrositios.

	Árboles	Arbustos altos	Arbustos bajos	Gramíneas	Suelo desnudo	Intermedio	Total
Sin cobertura	16.2 \pm 17.8	14.0 \pm 18.2	29.9 \pm 19.0	34.6 \pm 21.6	76.1 \pm 19.8	32.0 \pm 25.3	31.9 \pm 28.8
Mantillo denso	79.0 \pm 24.7	68.5 \pm 22.2	26.6 \pm 26.3	25.0 \pm 20.6	7.4 \pm 11.1	43.4 \pm 30.9	44.3 \pm 33.6
Suelo desnudo	8.2 \pm 17.0	12.2 \pm 14.3	43.9 \pm 26.1	40.2 \pm 29.6	76.7 \pm 20.6	31.3 \pm 27.4	33.1 \pm 31.3
Gramíneas	27.0 \pm 22.0	45.2 \pm 26.6	25.8 \pm 19.6	61.3 \pm 22.0	16.0 \pm 16.9	34.8 \pm 24.6	35.1 \pm 26.1
Subarbustos	51.2 \pm 33.0	28.8 \pm 26.7	51.5 \pm 22.8	9.8 \pm 14.7	6.4 \pm 8.5	29.2 \pm 31.1	29.4 \pm 29.3
Arbustos (< 1m)	11.4 \pm 22.7	58.9 \pm 26.3	13.1 \pm 20.4	9.8 \pm 15.0	4.3 \pm 7.5	29.4 \pm 27.4	28.7 \pm 30.9
Arbustos (> 1m)	10.6 \pm 21.7	82.8 \pm 20.9	6.3 \pm 11.8	13.9 \pm 22.3	5.6 \pm 14.2	33.4 \pm 30.1	35.9 \pm 38.3
Árboles (< 1m)	27.4 \pm 23.1	1.8 \pm 8.2	1.9 \pm 7.0	0.7 \pm 2.3	0.6 \pm 2.7	3.3 \pm 8.9	4.1 \pm 11.9
Árboles (> 1m)	92.6 \pm 16.0	2.1 \pm 12.2	1.6 \pm 6.2	0.7 \pm 2.3	0.0 \pm 0.0	15.1 \pm 31.5	12.6 \pm 30.8
PCA							
Eje 1	0.26 \pm 0.66	0.90 \pm 0.65	-0.32 \pm 0.66	-0.57 \pm 0.59	-1.32 \pm 0.49	0.03 \pm 0.86	0.00 \pm 1.00
Eje 2	2.43 \pm 0.83	-0.50 \pm 0.55	0.03 \pm 0.50	-0.18 \pm 0.36	-0.40 \pm 0.28	0.03 \pm 0.90	0.00 \pm 1.00
Eje 3	-0.13 \pm 1.16	0.28 \pm 1.17	-0.47 \pm 0.75	0.74 \pm 0.76	-0.27 \pm 0.69	-0.06 \pm 0.89	0.00 \pm 1.00
Frecuencia	25	85	44	23	44	79	300

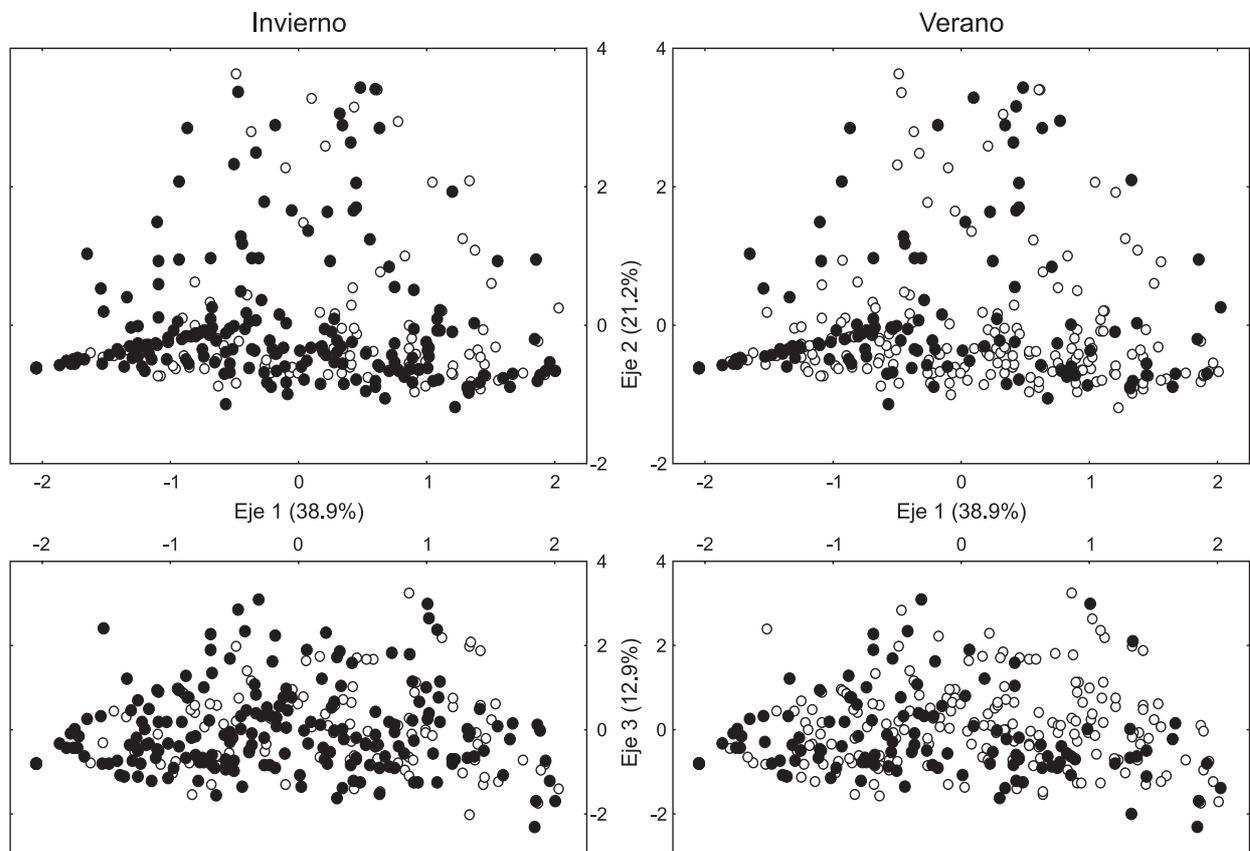


FIGURA 3.5. Distribución de las copitas usadas (círculos negros) en la estación de mayor consumo (invierno; izquierda) y de menor consumo (verano; derecha) en el espacio de los tres ejes principales del PCA. El patrón de puntos de otoño es similar al del invierno y el de primavera al de verano.

semillas (expresado en número o en biomasa) es, además, característico del patrón obtenido en estudios de mayor duración (Marone & al. 2004). Esta relación permite interpretar los ejes del análisis de componentes principales también en función de la oferta de semillas en el banco del suelo: en términos generales, la abundancia total de semillas está asociada a los valores positivos en los Ejes 1 y 2 del PCA y la abundancia de semillas de gramíneas a los valores positivos en los Ejes 1 y 3.

Selección de micrositios de alimentación

En ninguno de los gráficos de los componentes del PCA analizados se observa un área en la que no aparezcan micrositios donde la semilla fue removida (FIGURA 3.5). Esto implica que el consumo se da en todos los tipos de micrositios disponibles, a pesar de que la cantidad de semillas en ellos es muy diferente (comparar las FIGURAS 3.4 y 3.5). Por lo tanto, no parece que ninguna de las características estructurales o florísticas de los micrositios esté asociada a un “sitio seguro” para las semillas ante la predación de las aves granívoras. Sin embargo, en primavera y en verano hay zonas o grupos de micrositios en ese espacio multivariado que fueron más o menos usados que lo esperado si la remoción de semillas fuera completamente aleatoria respecto a esas características. En ambas estaciones los micrositios usados están más asociados entre sí que lo esperado por azar en el espacio tridimensional de los ejes del PCA (pares N_{11} en la TABLA 3.6), y en primavera también los puntos disponibles cuya semilla no fue removida estuvieron más asociados con puntos del mismo tipo (pares N_{00}) que lo esperado por azar.

El análisis sobre cada uno de los componentes principales por separado también indica que la probabilidad de una semilla de ser consumida no es independiente del micrositio en el que se encuentra. En todas las estaciones aparecen diferencias significativas entre la media de los valores de los micrositios donde la semilla fue removida y lo esperado por azar (disponibilidad) en uno o más ejes (FIGURA 3.6), indicando que la remoción no fue aleatoria (i.e., fue sesgada) respecto a las principales características estructurales y florísticas de los micrositios. Existe una preferencia por los micrositios descubiertos y sin mantillo frente a aquellos con arbustos, subarbustos y mantillo (Eje 1 del PCA) en todas las estaciones, por los que tienen árboles en primavera y verano (Eje 2) y por los micrositios sin gramíneas (o con subarbustos) en verano (Eje 3). Los valores observados en primavera y verano tienden a ser más extremos (más sesgados) que en invierno y otoño (FIGURA 3.6), aún cuando los intervalos de confianza asociados a la hipótesis nula son más amplios (por la menor proporción de sitios donde la semilla fue removida).

Los resultados comparando los otros parámetros (mediana y varianza) de las distribuciones de los micro-

TABLA 3.6. Análisis de segregación de puntos mediante tablas de contingencia en el espacio tridimensional determinado por los primeros tres componentes del PCA. Se presentan el número observado y esperado de pares de puntos vecinos que comparten la misma propiedad (haber sido consumidos ambos [N_{11}] o ninguno [N_{00}]), el estadístico C que pone a prueba la segregación espacial global entre los tipos de punto (en relación a la hipótesis nula de “etiquetamiento aleatorio”), y el estadístico Z , entre paréntesis, que lo hace para los pares de puntos del mismo tipo. Un número de pares de puntos vecinos significativamente mayor que lo esperado por azar indica una correlación espacial positiva (agrupamiento).

	observado	esperado	$C (Z)$	P
Invierno			0.271	0.873
N_{11}	131	134.45	(-0.510)	0.610
N_{00}	32	32.45	(-0.083)	0.934
Primavera			12.747	0.002
N_{11}	85	63.23	(3.380)	0.001
N_{00}	103	87.23	(2.328)	0.020
Verano			5.895	0.052
N_{11}	61	46.96	(2.339)	0.019
N_{00}	119	108.96	(1.464)	0.143
Otoño			2.452	0.293
N_{11}	114	123.93	(-1.457)	0.145
N_{00}	38	37.93	(0.012)	0.991

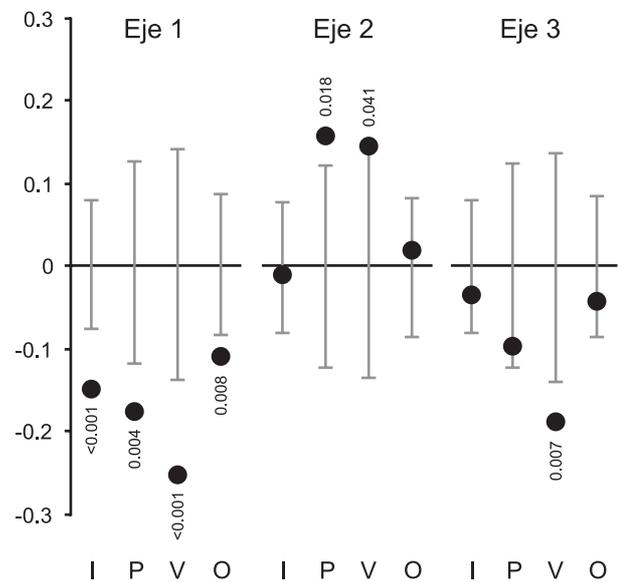


FIGURA 3.6. Valores promedio de los micrositios usados en cada experiencia estacional (I: invierno; P: primavera; V: verano; O: otoño) sobre los ejes del PCA. En gris se muestra el intervalo de 95% de la hipótesis nula de que los sitios usados no difieren de los disponibles (los extremos de cada línea son los cuantiles 0.025 y 0.975 de una distribución de 4999 promedios de muestras aleatorias del mismo tamaño que la observada en cada estación; el valor medio esperado en todos los casos es 0). Se muestran los valores de probabilidad estimados cuando $P < 0.1$ (prueba a dos colas).

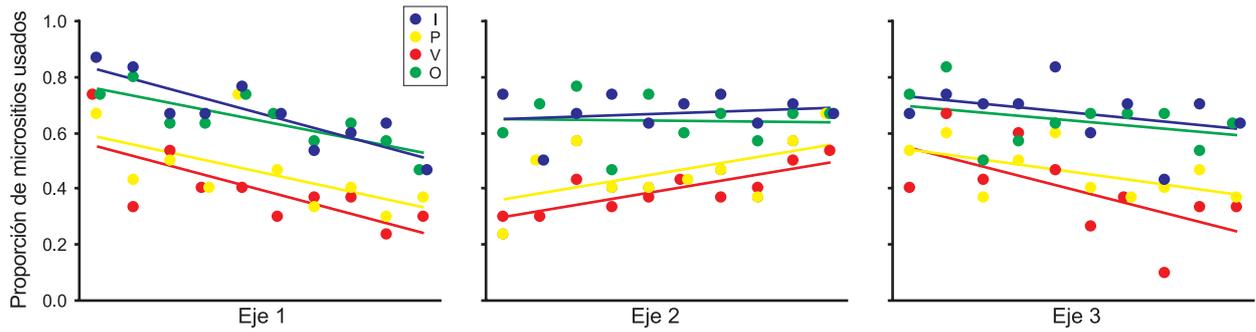


FIGURA 3.7. Proporción de micrositios donde la semilla fue removida en función de sus valores sobre cada uno de los ejes del PCA. Las categorías para calcular la proporción son del mismo número de micrositios (10 categorías de 30 micrositios), por lo que el eje horizontal es ordinal (no está en escala lineal con los valores originales). Las líneas de regresión lineal simple se presentan solo para ayudar a ver las tendencias de las proporciones (para un modelo de regresión más adecuado ver la PARTE III de este capítulo).

sitios usados y disponibles repiten lo que ya fue descrito y por lo tanto no serán presentados en detalle. Los análisis de la mediana dieron resultados prácticamente iguales a los obtenidos analizando la media. Por otro lado, en ningún caso se obtuvo evidencia de selección al evaluar la varianza: si bien hay un uso sesgado en función de algunas variables, la variabilidad de

las características estructurales-florísticas de los micrositios usados es similar a la de micrositios disponibles elegidos al azar. En ningún caso la proporción de micrositios usados en función de sus valores sobre los principales ejes del PCA se acerca consistentemente a cero (i.e., no hay micrositios “seguros” en función de sus características) ni a uno (i.e., no todos los micrositios con cierta característica son usados durante una experiencia estacional; FIGURA 3.7). El aumento (o la disminución) del nivel de consumo entre estaciones no es sesgado respecto a las características estructurales-florísticas de los micrositios sino que se “reparte” en forma relativamente homogénea a lo largo de todos los ejes. Solo sobre el Eje 2 hay una disminución más marcada en primavera y verano del uso de los micrositios con valores menores.

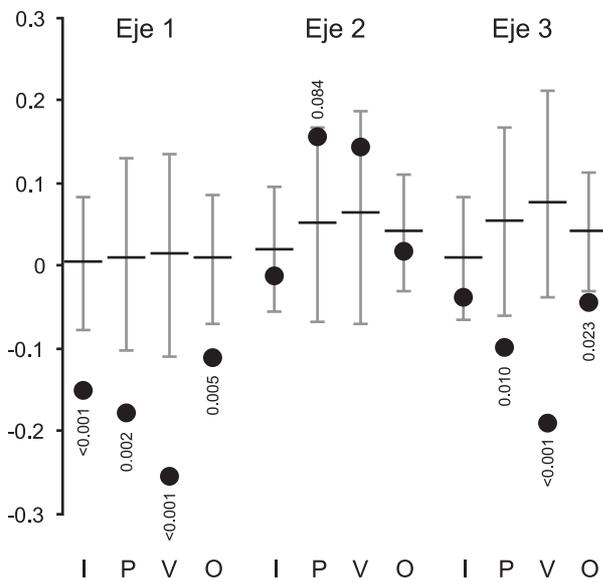


FIGURA 3.8. Valores promedio y lo esperable por azar teniendo en cuenta el uso diferencial entre grillas. La línea negra horizontal es el valor medio esperado (promedio de los valores de cada grilla pesado por el número de micrositios usados) y en gris se muestra el intervalo de 95% de la hipótesis nula de que los sitios usados no difieren de los disponibles teniendo en cuenta la diferencia en el número de copitas usadas por grilla (los extremos de cada línea son los cuantiles 0.025 y 0.975 de una distribución de 4999 promedios de muestras aleatorias del mismo tamaño que la observada en cada grilla, para cada estación). Se muestran los valores de probabilidad estimados cuando $P < 0.1$ (prueba a dos colas). Comparar con la FIGURA 3.6.

Selección de micrositios controlando el efecto a escala de grilla

Los patrones observados a escala de micrositio podrían estar influenciados por una selección del espacio a otra escala mayor (e.g., a escala de grilla). El consumo no fue igual entre grillas (FIGURA 3.3) y, al mismo tiempo, los valores de algunas variables medidas en los micrositios no están distribuidos homogéneamente entre las grillas. Las tres son parecidas por haber sido elegidas en forma más o menos azarosa en áreas consideradas a priori “típicas” del algarrobal, y las características más importantes de los micrositios disponibles en cada parcela son similares (por eso se obtienen ordenamientos multivariados correlacionados, ver arriba). Sin embargo, algunas de las variables de la estructura de la vegetación en los micrositios donde se ofrecieron semillas fueron diferentes entre grillas (ver TABLA 3.2). Tampoco resultan homogéneas según la categorización de los micrositios con los criterios a priori de trabajos anteriores (Prueba de homogeneidad: $\chi^2 = 23.55$, g.l. = 8, $P = 0.003$), esto es, tienen distintas proporciones de las categorías de

microhábitat. Eso se refleja en diferencias entre ellas en sus valores sobre los Ejes 2 y 3 del PCA (Pruebas de Kruskal-Wallis, $k = 3$, $n = 300$; Eje 1: $H = 0.48$, $P = 0.78$; Eje 2: $H = 5.28$, $P = 0.07$; Eje 3: $H = 21.68$, $P < 0.01$), dadas básicamente por un exceso de micrositios con arbustos bajos en V respecto a un patrón opuesto en F, donde hay más micrositios con gramíneas (i.e., valores altos en F y bajos en V sobre el Eje 3), y un exceso de micrositios con árboles en J respecto a un déficit en V (i.e., valores altos en J y bajos en V sobre el Eje 2; ver TABLA 3.2 y FIGURA 3.9).

Para evaluar la selección de micrositios para todo el algarrobal pero teniendo en cuenta el efecto del uso diferencial entre grillas (debido a una posible selección a una escala mayor que puede no estar dada por las características estructurales de los micrositios), se repitió el análisis anterior considerando la influencia del número de sitios usados por grilla en la estimación del uso de micrositios esperado por azar a escala de algarrobal. Este análisis no modifica su extensión (espacio de inferencia de los resultados) pero estratifica las observaciones por grilla. Para ello, la distribución esperada por azar en cada estación se obtuvo a partir de 4999 muestras con tantos micrositios por grilla como fueron usados (y no solo manteniendo el mismo tamaño de muestra total), elegidos al azar sin repetición. Así, el valor medio esperado es un promedio del valor medio de cada grilla ponderado por el número de sitios consumidos en cada una. Lo que este análisis evalúa, entonces, es si hay selección de micrositios en función de sus características estructurales-florísticas considerando que pueden tener una probabilidad de uso diferente por estar ubicados en áreas (grillas) con diferente grado de uso.

Al controlar el efecto del uso diferencial entre grillas, el uso sesgado hacia sitios sin cobertura y sin mantillo (Eje 1) se mantiene en todas las estaciones, pero la diferencia entre uso y disponibilidad en el Eje 2 en primavera y verano ya no es significativa (FIGURA 3.8). Por el contrario, en el Eje 3 la preferencia por micrositios sin gramíneas (o con subarbustos) se hace estadísticamente significativa también en primavera y otoño. La comparación de los resultados de los análisis indica que el patrón observado de uso de micrositios a escala de algarrobal es una mezcla de efectos de uso sesgado a escala de micrositio y a escalas mayores (grilla). Los resultados en el Eje 1 permanecen inalterados al controlar el efecto grilla, por lo que efectivamente se trata de selección relacionada con las características a escala de micrositio. Pero esto no es así para los otros ejes analizados. La evidencia previa de selección sobre el Eje 2 disminuye notablemente, por lo que el efecto observado al hacer el análisis a nivel del algarrobal (juntando los micrositios de las tres grillas) podría ser un artefacto dado por un uso selectivo del espacio a escala de grilla y un uso azaroso de los micrositios condicional a aquel (dado que los valores sobre este eje no están homogéneamente distribuidos entre grillas y la grilla más usada es la que en promedio tiene valores

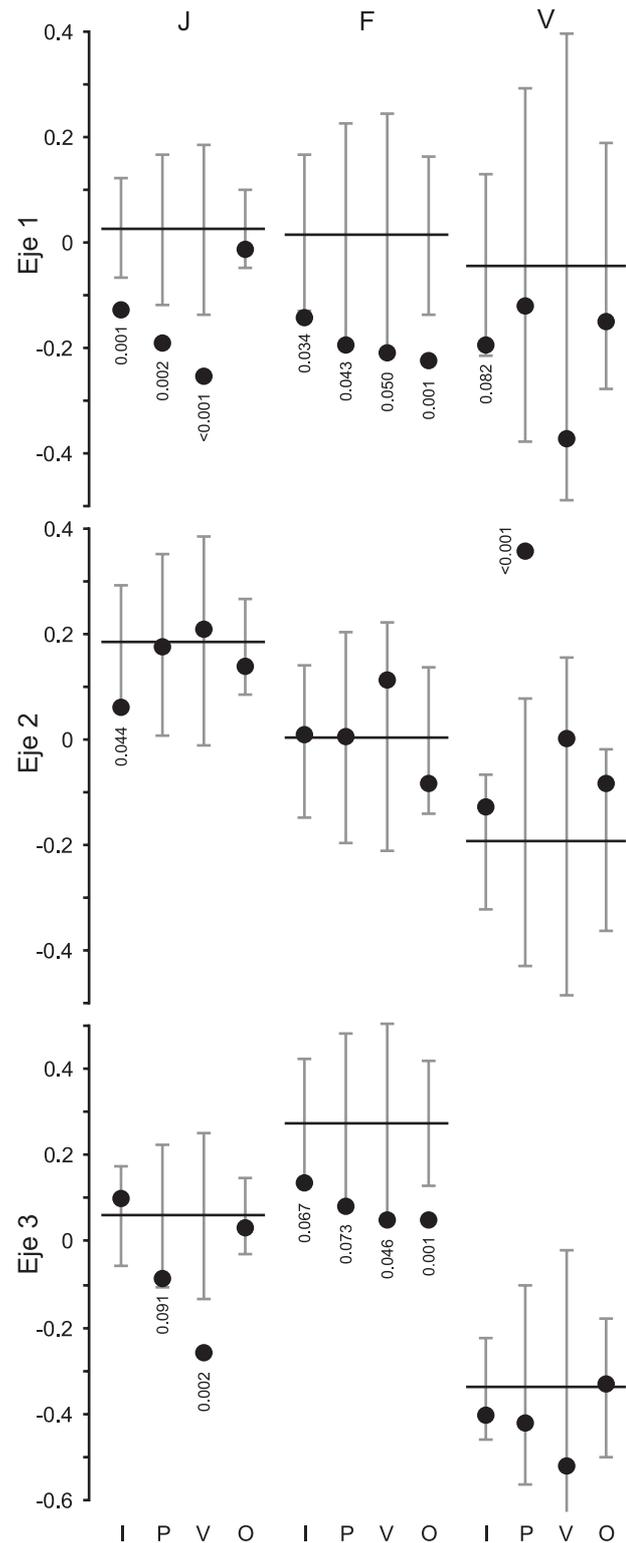


FIGURA 3.9. Valores promedio de los micrositios usados en cada grilla en cada experiencia estacional sobre los ejes del PCA. En gris se muestra el intervalo de 95% de la hipótesis nula de que los sitios usados no difieren de los disponibles (los extremos de cada línea son los cuantiles 0.025 y 0.975 de una distribución de 4999 promedios de muestras aleatorias del mismo tamaño que la observada en cada estación; el valor medio esperado en todos los casos es 0). Se muestran los valores de probabilidad estimados cuando $P < 0.1$ (prueba a dos colas). Comparar con las FIGURAS 3.6 y 3.8.

mayores). En el Eje 3 sucede algo similar pero en sentido contrario: al juntar los micrositios sin tener en cuenta su ubicación a una escala mayor, se enmascara el patrón de uso selectivo respecto a esa característica (dado que las características seleccionadas a escala de micrositio están más representados en la grilla menos usada). La selección en el Eje 3 estaría dada por la ausencia de gramíneas y no por la presencia de subarbustos, porque éstos también tienen un componente importante en el Eje 1, donde siempre el uso fue sesgado hacia los sitios con menor cobertura. Esto se comprobó evaluando la diferencia entre uso y disponibilidad para las coberturas de gramíneas y de subarbustos (un análisis de aleatorización similar pero sobre las variables originales): en todas las estaciones el uso estuvo sesgado hacia menores coberturas de gramíneas, y en dos de las cuatro (primavera y otoño) también hacia menores coberturas de subarbustos (i.e., como indica la preferencia sobre el Eje 1, y no hacia mayor cobertura como podría sugerir la encontrada sobre el Eje 3)⁵.

Selección de micrositios intra-grilla

Una manera de eliminar el efecto de la selección entre grillas es evaluar el patrón de selección de micrositios para cada una de las tres grillas por separado, reduciendo la extensión de cada análisis (el procedi-

miento de aleatorización es igual al del primer análisis para todo el algarrobal pero para cada grilla por separado). Si bien era esperable que estos análisis tuvieran una potencia menor que los anteriores (el tamaño de muestra es un tercio del anterior), el patrón de uso sesgado a nivel de todos los micrositios (i.e., a escala de algarrobal) controlando por las diferencias entre grillas no es muy diferente al de cada grilla por separado (FIGURA 3.9). Se observa la misma preferencia por micrositios sin cobertura de arbustos y subarbustos y sin mantillo (Eje 1) en las grillas F y J (excepto en otoño en la segunda), y no aparece un uso selectivo sobre el Eje 2 (sólo en invierno en J, pero en sentido contrario al observado a escala del algarrobal); en el Eje 3 también se observa una preferencia en el mismo sentido (hacia los micrositios sin gramíneas) que es al menos marginalmente significativa ($P < 0.1$) en primavera y verano en J y en todas las estaciones en F. En la grilla V, en cambio, no hay preferencias importantes a escala de micrositio, aunque esto puede deberse a la baja proporción de micrositios usados (el rango intercuantil de la distribución obtenida por aleatorización es más grande que en los otros casos, lo que hace que los valores promedio observados en el Eje 1, incluso más extremos, no difieran de los esperados por azar, FIGURA 3.9). La única diferencia detectada en esta grilla fue un uso muy sesgado de micrositios con mayor cobertura de árboles en primavera.

PARTE II. ANÁLISIS ESPACIAL DEL USO DE MICROSITIOS DE ALIMENTACIÓN Y SU RELACIÓN CON LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN

En la PARTE I se analizó el patrón de uso de micrositios de alimentación por las aves granívoras para evaluar si está en relación con sus características estructurales-florísticas. Un resultado inesperado fue un uso sesgado del espacio a una escala mayor (asociada con las grillas, de aproximadamente 0.25 ha) que indica que la probabilidad de uso de un micrositio depende también de su ubicación espacial. La causa más probable parece ser la cobertura o la distancia a los árboles, porque (1) están correlacionadas con el nivel de uso de las grillas, (2) la cobertura de árboles aparece como una característica de los micrositios preferida en verano y primavera al evaluarlo a escala del algarrobal pero que deja de ser relevante al controlar por el uso diferencial de las grillas y (3) la mayoría de las distancias a árboles exceden el tamaño de los micrositios, por lo que su probable efecto no estuvo incorporado en el análisis anterior. En el CAPÍTULO 2 también se encontró un patrón de uso selectivo a una escala mayor a la del micrositio (mesositos de 10 m de radio), relacionado

con la cobertura de leñosas y la distancia a los árboles. Por lo tanto, en esta parte se intentará dilucidar la influencia de la posición real de un sitio de alimentación en el terreno, analizando si está influenciado ya no solo por sus características a escala de micrositio (e.g., por su porcentaje de cobertura y mantillo) sino también por su ubicación respecto a ciertas características de su entorno. Para ello, se analizará si el uso de los sitios de alimentación está autocorrelacionado espacialmente y se evaluará si el análisis del componente espacial de esta experiencia, que involucra escalas mayores a la de micrositio, brinda información acerca de su potencial factor causal. En particular, se estudiará la influencia de la cobertura arbórea sobre el uso del espacio por las aves granívoras, y su relación con, o su consecuencia sobre, las semillas.

MÉTODOS

Los datos utilizados provienen de las mismas experiencias estacionales (desde agosto de 1998 hasta mayo de 1999) de remoción de semillas ofrecidas en 300 dispositivos experimentales (copitas), ubicados cada 5 m en tres grillas de 10 × 10, descriptas en la PARTE I de

⁵ Nuevamente los resultados analizando la mediana fueron prácticamente iguales a los presentados, y no se detectaron sesgos estadísticamente significativos al analizar la varianza.

este capítulo. En todos los análisis espaciales se trabajó con cada grilla por separado, sin considerar la distancia a la que están ubicadas entre sí (ver FIGURA 1.1, pág. 6). Además de utilizar los valores de cada micrositio sobre los tres ejes del análisis de componentes principales de la matriz variables–micrositios (Eje 1, con valores positivos asociados a cobertura general, de arbustos, subarbustos y mantillo; Eje 2, con valores positivos asociados a cobertura de árboles; Eje 3, con valores positivos asociados a ausencia de gramíneas y presencia de subarbustos), se usaron aquellas variables que potencialmente aportan información sobre la vegetación que rodea a cada micrositio (su entorno) y que pueden haber estado involucradas en el uso diferencial entre grillas. De las variables de distancia (desde cada copita hasta la cobertura más cercana), solo se analizan las que (1) presentan información distinta a la incluida en los ejes del PCA (para las demás variables, muchos de los sitios tienen valores menores al radio del micrositio donde se estimó la cobertura y resultan altamente correlacionados; ver TABLA 3.3), y (2) difieren entre grillas en el mismo orden en que varió su nivel de consumo, indicando un potencial factor de selección a una escala mayor a la de micrositio (ver TABLA 3.2). Debido a que las variables que cumplen con estas características están correlacionadas, solo se presentan los resultados de distancia al árbol más cercano de más de 3 m de altura y al algarrobo de más de 4 m de altura, que tienen un patrón espacial más notorio. Para evaluar si el uso de los micrositios en cada experiencia fue sesgado respecto a esas variables, se repitió el análisis de aleatorización a partir de remuestreos de los micrositios disponibles en cada grilla (i.e., 4999 repeticiones de selección al azar sin repetición de muestras del mismo tamaño que la observada a partir de los 100 valores disponibles en cada grilla). Al estar utilizando distancias desde las copitas ya no es válida la consideración de la escala de micrositio como grano del análisis. Según algunos criterios (ver Dungan & al. 2002) el grano en este caso sería de 5 m, que es la distancia mínima entre puntos evaluados, por debajo de la cual no podrían detectarse patrones espaciales.

Para estudiar la autocorrelación espacial del uso de micrositios de alimentación y su asociación con las variables de la estructura de la vegetación, se utilizaron análisis estadísticos espaciales para datos dispersos o espacialmente no continuos (Rosenberg 2001, Perry & Dixon 2002). Esto se debe a que los sitios evaluados constituyen solo ciertos puntos fijos en el terreno (los 300 sitios de oferta de semillas) en los que se evaluaron tanto la respuesta (remoción) como las variables ambientales; esas propiedades, en particular el uso de micrositios observado, no se extienden en forma continua entre puntos. Usualmente se recomienda usar varios análisis espaciales en forma simultánea dado que ninguno de los análisis disponibles por sí solo puede identificar todas las características espaciales en los datos (Perry & al. 2002, Xu & Madden 2003).

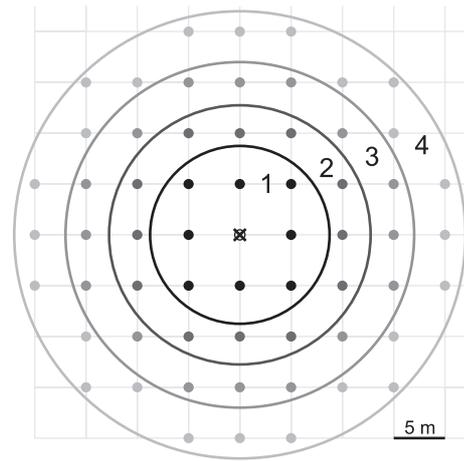


FIGURA 3.10. Categorías de distancia establecidas para evaluar la similitud en los valores de los micrositios cercanos al micrositio a evaluar (señalado con una X). Los puntos del mismo color se integran para calcular la medida de similitud con el punto evaluado en cada una de las categorías de distancia. Los puntos en la primera categoría corresponden a los vecinos del punto evaluado según el criterio *queen-neighbours* (vecinos en todas las direcciones en una grilla regular: Sawada 1999).

Eso es aún más conveniente cuando no hay un método estándar de análisis y donde el sistema de estudio o el diseño experimental hacen inadecuados algunos supuestos, como se explica más adelante. Por lo tanto, se utilizaron dos aproximaciones en paralelo, ambas igualmente aptas para analizar este tipo de datos pero que están diseñadas para revelar diferentes aspectos de su disposición espacial: un análisis de autocorrelación y uno de agregación. Todos los análisis espaciales utilizados suponen procesos espaciales isotrópicos (i.e., que actúan de la misma manera en todas las direcciones).

Análisis de la autocorrelación espacial del uso de micrositios y de sus características

Esta aproximación consiste en evaluar cuánto se parecen dos medidas de similitud entre pares de puntos (las ubicaciones de las copitas), una dada por su posición y la otra por el valor de determinada variable. En términos más generales, esto implica evaluar la (di)similitud de dos matrices de (di)similitud (Dale & al. 2002). La medida más simple de (di)similitud de la posición de dos puntos, y que aquí se utilizó en todos los casos, es la distancia euclidiana. Debido a la posición de los puntos en grillas regulares, las distancias posibles entre ellos son una serie de valores fijos, el menor de ellos de 5 m correspondiente a copitas vecinas en la misma orientación de los lados de la grilla. En la FIGURA 3.10 se esquematizan las categorías de distancia utilizadas, con los sitios que corresponden a cada una. Como no es conveniente analizar las relaciones entre puntos a distancia mayores a la mitad del lado menor del área evaluada (Fortin & al. 2002), la categoría máxi-

ma no involucra puntos a más de 22 m del punto evaluado (las grillas tienen 45 m de lado). Las relaciones entre los puntos ubicados en cada categoría de distancia se consideraron binarias, es decir que las matrices que establecen la similitud entre puntos (o matriz de pesos, usualmente llamada W) son matrices cuadradas y simétricas de 100×100 (el número de micrositos por grilla), donde un 1 indica que esos dos puntos están separados por una distancia en esa categoría de distancias, y un 0 indica lo contrario. El análisis usado fue diferente dependiendo del tipo de variable de la otra medida de (di)similitud. En el caso del análisis de la remoción estacional, donde la variable respuesta es discreta (y binaria), se usaron análisis de conteo de uniones (*join-count*) en cada una de las cuatro categorías de distancia sucesivas (Rosenberg 2001). Este análisis consiste en contar el número de sitios unidos por un vínculo (en este caso, estar a una cierta distancia en la grilla) que comparten o no una propiedad (en este caso, haber sido utilizado en esa misma experiencia estacional). El análisis se realizó con los pares de micrositos que fueron ambos usados⁶. En el caso de las variables continuas (componentes del PCA, distancias) se usó el estadístico I de Moran (Dale & al. 2002, Fortin & al. 2002, Perry & al. 2002). Ambos análisis, aplicados a las mismas categorías de distancia sucesivas, tienen una interpretación muy similar (Rosenberg 2001, Dale & al. 2002): valores más altos que lo esperado por azar indican una autocorrelación espacial positiva a esa distancia (i.e., los valores de la variable evaluada son más parecidos que lo esperado; un patrón agrupado), y valores más bajos que lo esperado indican una autocorrelación espacial negativa (i.e., disociación o un patrón regular, de repulsión o “en damero”). Los valores de los estadísticos para cada una de las categorías de distancia sucesivas se presentan en correlogramas.

El número de pares de puntos observado según el análisis de conteo de uniones se comparó con el esperado según un modelo espacial completamente aleatorizado (CSR, por *complete spatial randomness*) en el cual la probabilidad de un sitio de ser utilizado sigue un proceso Poisson homogéneo (Bailey & Gatrell 1995): cada micrositio tiene la misma probabilidad de ser utilizado, esa probabilidad sólo está dada por el número total de sitios usados en cada grilla y no hay interacción espacial entre micrositos (i.e., que uno sea usado es independiente de la posición de otros en su condición o en la contraria). Es importante notar que lo que se evalúa si difiere o no de un patrón azaroso no es la posición de los puntos en sí (que es claramente regular por estar ubicados sobre una grilla) sino las características asociadas a los puntos dada esa ubicación espacial (en el caso de la variable binaria “uso”, esto

es un análisis de “etiquetamiento aleatorio”). Para obtener la distribución esperada del número de pares de puntos se hicieron 1999 repeticiones de un procedimiento de aleatorización que consiste en seleccionar al azar (sin repetición) el mismo número de sitios que los observados y asignarles la propiedad “usado” (esto equivale a hacer permutaciones de los puntos usados), calculando el mismo estadístico (i.e., el número de pares de puntos donde ambos fueron consumidos, para cada categoría de distancia) en esa muestra. A partir de la distribución de valores para cada categoría de distancia se obtuvieron el valor esperado (la mediana) y los valores correspondientes a los percentiles 2.5% y 97.5%. Además se calculó la probabilidad P asociada a la hipótesis de que el valor observado pertenece a esa distribución generada al azar, estimada como el doble del cociente entre el número de valores iguales o más extremos que el observado y el total de muestras extraídas, incluyendo a la observada (i.e., prueba de dos colas con $N = 2000$). Los algoritmos para los procedimientos de remuestreo y cálculo de intervalos se programaron en S-PLUS 6.2.

En el caso del análisis de las variables continuas, los valores del estadístico I de Moran a partir de los datos observados se compararon con los esperados según un modelo espacial completamente aleatorizado, mediante un análisis de permutaciones similar al explicado anteriormente (implementado en el software PASSAGE; Rosenberg 2001).

Análisis de la agregación espacial del uso de micrositos y de sus características

Esta aproximación corresponde a una serie de técnicas denominadas análisis espaciales mediante índices de distancia (SADIE: Spatial Analysis by Distance IndicEs), particularmente diseñadas para evaluar la asociación espacial de valores de variables discretas en grillas regulares. Si bien el diseño original de la técnica hizo foco en variables discretas derivadas de conteos, también permite el análisis de variables binarias (0-1) como un caso particular de conteo (Perry 1998) o de variables continuas “discretizadas” (e.g., Maestre & Cortina 2002), una simplificación de la información que se justifica en términos de poder comparar o evaluar la asociación de esas variables con las originalmente discretas (Perry & al. 2002). Los análisis de autocorrelación explicados arriba son globales, porque estiman sus parámetros a partir de toda el área en conjunto⁷. Los SADIE, en cambio, se basan en detectar grupos de puntos muestreados (*clusters*) en áreas don-

⁶ La asociación espacial de los sitios no usados no se analizó en esta primera etapa de análisis espaciales por considerarlos evidencia insuficiente para inferir que los sitios no-usados son sitios no-usables: ver INTRODUCCIÓN y PARTE III.

⁷ Para una alternativa de análisis de conteo de uniones que no implique asumir las mismas probabilidades en toda el área, bastante más complejo y con remuestreo libre en lugar de sin repetición, ver Kabos & Csillag (2002), y para un método de análisis local de conteo de uniones que no dependa de la evaluación de lo que sucede en toda el área de estudio ver Boots (2003).

de haya valores cercanos de la variable evaluada relativamente altos (parches: *patches*) o relativamente bajos (huecos: *gaps*), minimizando la importancia de los valores aislados (i.e., que están en “vecindarios” con características neutras u opuestas). Los valores resultantes para cada punto están dados más en función de su agrupamiento (i.e., de su valor en relación con el total del área pero teniendo en cuenta los puntos cercanos) que de su valor individual en la variable original (Perry & Dixon 2002). Por lo tanto, esta técnica es más sensible para analizar estadísticamente si los sitios usados forman grupos en cada área evaluada y, a diferencia de los análisis anteriores, permite identificar dónde ocurre ese agrupamiento y cuáles son sus límites. La comparación estadística del patrón observado se hace por aleatorización, por lo que los efectos dados por la composición (e.g., cantidad de sitios usados) y el efecto de borde se incluyen en el cálculo probabilístico⁸. Así, este análisis permite detectar áreas (porciones de grilla) donde el agrupamiento de los sitios consumidos es mayor o menor al esperado dado el nivel de consumo en esa grilla en esa estación.

El método trabaja con un algoritmo que calcula la menor distancia que deberían “recorrer” los valores observados para acomodarse entre los puntos en un patrón completamente regular (D : distancia a la regularidad), y le asigna una probabilidad mediante su comparación con una distribución del mismo estadístico obtenida por permutaciones de los valores observados entre los puntos muestreados (Perry & al. 1999). En este trabajo se utilizaron en cada caso 5850 permutaciones para estimar esas distribuciones. El cociente entre el D observado y la media de esa distribución es el índice de agregación (I_a), que indica autocorrelación positiva si es mayor a 1, y negativa si es menor a 1. A cada uno de los puntos originales se le asigna un índice de agrupamiento (v) en función de cuánto contribuyen a ese patrón de agregación general, ya sea como ‘donante’ (valores originales mayores a la media y valores de v mayores a 1: v_i) o ‘receptor’ (valores originales menores a la media y valores de v menores a -1: v_j) de ese “tráfico” de valores hacia la regularidad. Estos valores de v_i y v_j , que pueden compararse con la distribución de valores semejantes obtenidos por permutaciones de los datos observados, son los que permiten establecer qué zonas son parches (valores v_i significativamente altos), huecos (valores v_j significativamente bajos) o zonas neutras o intermedias (valores no significativos, cercanos a 1 o -1). El límite usual de 1.5 y -1.5 para considerar significativos a los valores de v_i y v_j es aproximado (Perry & al. 1999); en este trabajo se prefirió usar como límites a los valores de los cuantiles

0.90 y 0.95 de la distribución de esos valores obtenidos por permutaciones a partir de los datos observados, que suelen ser cercanos a 1.5 pero que varían en función de la proporción de semillas removidas en cada experiencia. Los análisis se realizaron con el programa SADIEshell (una interfaz gráfica del programa rbrv13.exe) provisto por el autor de la técnica, JN Perry (disponible en forma gratuita en su sitio en Internet: <http://www.rothamsted.bbsrc.ac.uk/pie/sadie/>). Los valores de probabilidad reportados por el programa están asociados a pruebas de una cola y no incluyen al valor observado; en este trabajo se reportan las probabilidades asociadas a una prueba de dos colas, de manera de evaluarlo de la misma manera que el resto de los análisis utilizados; fue estimada como el doble de aquella, previamente modificada para incluir el caso observado⁹. La forma usual de presentar los resultados de estos análisis es mediante “*red-blue plots*” (Perry & al. 1999), donde los puntos pertenecientes a parches se indican en rojo y los pertenecientes a huecos se indican en azul, con el tamaño del punto o su intensidad asociada a la magnitud de los valores de agrupamiento (v_i y v_j). El examen de las variables medidas en esas áreas de parches o de huecos puede sugerir cuáles son los posibles factores causales del agregamiento en el uso de los micrositos.

Para evaluar qué tan similares resultan los parches y huecos detectados entre todas las experiencias estacionales, se evaluó la semejanza global en los índices de agrupamiento (valores v_i y v_j) de los sitios de oferta de semillas con el coeficiente de concordancia de Kendall (W ; Siegel & Castellan 1988, Zar 1996). Este estadístico no paramétrico evalúa el grado de concordancia o similitud en el orden de los rangos de los casos según cada variable (en este caso, el valor de agrupamiento de los sitios en cada una de las estaciones), tomando desde el valor 0, cuando el acuerdo es nulo, hasta 1, cuando ese acuerdo es perfecto. La hipótesis nula de que no hay asociación entre los valores de agrupamiento de las estaciones se pone a prueba comparando una transformación del valor de W con una distribución chi-cuadrado con grados de libertad igual al número de casos menos uno. En este caso, la hipótesis nula implica que el agregamiento espacial de la remoción no se repite entre estaciones y su rechazo significa que el orden en el valor de agrupamiento de los micrositos es esencialmente el mismo (i.e., que las características y posición de los parches y huecos tienden a repetirse entre estaciones).

Para evaluar la asociación entre los patrones de agregamiento (parches y huecos) de estaciones consecutivas se utilizaron análisis de asociación SADIE según se describen en Winder & al. 2001 y Perry & Dixon 2002, implementados en el programa SADIEshell.

⁸ Hay evidencia de que el análisis de SADIE puede ser dependiente de la posición absoluta de los sitios en el área muestreada y no solo de la relación espacial entre los puntos y sus valores (en particular, es más sensible cuando los valores elevados están cerca de los bordes del área evaluada: Xu & Madden 2003).

⁹ Para más detalles de estas técnicas se puede consultar Perry & al. 1999, Winder & al. 2001, Perry & Dixon 2002, y el sitio en Internet donde se ofrece el programa.

Esta prueba consiste en comparar los valores de agrupamiento de cada punto obtenidos en un par de análisis de patrones espaciales (v_i o v_j , ver arriba) y generar una medida de su similitud. Por estar condicionada a los valores de agrupamiento, esta es una prueba de asociación/disociación de los patrones espaciales individuales de cada variable y no de sus valores originales (Perry & Dixon 2002). El estadístico global X , equivalente a un índice de correlación, es el promedio de los valores χ para cada punto, cada uno de los cuales es positivo y de mayor magnitud cuanto más coincidentes (y elevados) son los valores de agrupamiento v de ambos patrones (i.e., son ambos muy positivos o muy negativos), o negativo y de mayor magnitud cuanto más disímiles (i.e., valores de v opuestos, indicando que un patrón el punto es parte de un parche y en el otro de un hueco). Así, los valores χ significativamente positivos indican asociación, y los negativos, disociación. Previamente se ajustaron los grados de libertad de la prueba dada la interdependencia de valores cercanos, debido a que aún no está disponible un método de permutaciones condicional a cada uno de los patrones individuales (ver Perry & Dixon 2002).

Un modelo de asociación espacial de la remoción con la estructura de la vegetación

Los análisis espaciales globales resumen y evalúan las características del patrón espacial en toda el área estudiada, comparándolo con un patrón azaroso bajo el supuesto de que las propiedades fundamentales del patrón a evaluar permanecen constantes (e.g., la probabilidad de que un sitio sea usado es espacialmente homogénea). Sin embargo, la autocorrelación observada en los correlogramas puede deberse a lo que en análisis espaciales se consideran tradicionalmente como efectos de primer o de segundo orden. Los primeros son los que tienen que ver con una heterogeneidad “de base” o en la variable “causal”, medida o no, que influye la variable “respuesta” que estamos observando; los segundos están relacionados con un contagio o repulsión de la variable “respuesta” en sí, con un proceso espacial que produce un patrón de autocorrelación a pesar de que haya condiciones homogéneas “de base”. Otra clasificación de los tipos de autocorrelación espacial distingue entre autocorrelación inducida, cuando se debe a una variable causal subyacente espacialmente heterogénea, y autocorrelación real (Fortin & al. 2002). Ambos tipos de efecto pueden ocurrir en forma simultánea y ser indiferenciables, por lo cual la división usualmente es un constructo útil para entender el problema, pero en la práctica resulta un tanto arbitraria (Bailey & Gatrell 1995)¹⁰. De

encontrar patrones espaciales en la remoción de semillas y en ciertas variables de la estructura de la vegetación resultará interesante poder determinar si la remoción de semillas resulta agregada como respuesta a la heterogeneidad en la vegetación (un efecto de primer orden o autocorrelación inducida) o si está agrupada *per se* (por algún factor intrínseco independiente del ambiente, o autocorrelación real). Una forma de separar esos tipos de efecto es controlar (“eliminar”) los efectos de primer orden ajustando algún modelo estadístico a los gradientes (tendencias “de onda larga”) en el área (usualmente sin especificar una causa dado que se supone que podría estar dado por una variable no medida) y luego trabajar con los residuos para evaluar los de segundo orden. El uso y evaluación de residuos en este contexto no está libre de inconvenientes (e.g., Lichstein & al. 2002). Una alternativa mejor es directamente poner a prueba un modelo causal que incluya explícitamente uno o los dos tipos de efecto. En este caso se utilizó un procedimiento de aleatorización por remuestreo para comparar los patrones observados con los esperados según un modelo espacial que incorpora un efecto espacial de primer orden dado por los valores de algunas variables de la estructura de la vegetación que están espacialmente autocorrelacionadas. El procedimiento utilizado constituye una simulación de un proceso Poisson heterogéneo (Bailey & Gatrell 1995), donde la probabilidad de cada punto de ser usado (i.e., elegido en el proceso de remuestreo) depende del valor de la variable “independiente” o causal del modelo. El algoritmo de aleatorización es similar al ya explicado para comparar las medidas de conteo de uniones contra las de un modelo espacial completamente aleatorizado (i.e., 1999 repeticiones de un procedimiento de selección de puntos “usados”), con la diferencia que la probabilidad de selección de un punto no es igual para todos los sitios sino que está asociada a los valores de las variables causales. La utilización de un determinado punto del espacio sigue siendo independiente en todo lo demás de la de los otros puntos (i.e., supone que no hay efectos de segundo orden) excepto por el número total de puntos, que se mantiene igual al observado. Si el ajuste del modelo es pobre, eso implica que hay efectos de primer orden debidos a otras causas o que hay efectos de segundo orden. Este análisis, entonces, incorpora un patrón de heterogeneidad en la variable “independiente” (un efecto de primer orden) dado por un modelo causal muy simple, poniendo en evaluación la configuración observada (*sensu* Boots 2003) pero respetando la misma composición (i.e., el número de sitios consumidos), el mismo efecto de borde y la misma influencia de un potencial nivel de selección del espacio a una escala mayor que en los casos observados. Los resultados del modelo se presentan en los mismos correlogramas que en el caso anterior para poder comparar entre ambas distribuciones aleatorizadas (la de un modelo CSR y la del modelo propuesto) y los casos observados.

¹⁰ Por ejemplo, si las aves tuviesen movimientos de alimentación restringidos a un área alrededor de un sitio central y ese sitio central estuviese determinado por la presencia de árboles altos, ambos tipos de efecto serían simultáneos o indistinguibles.

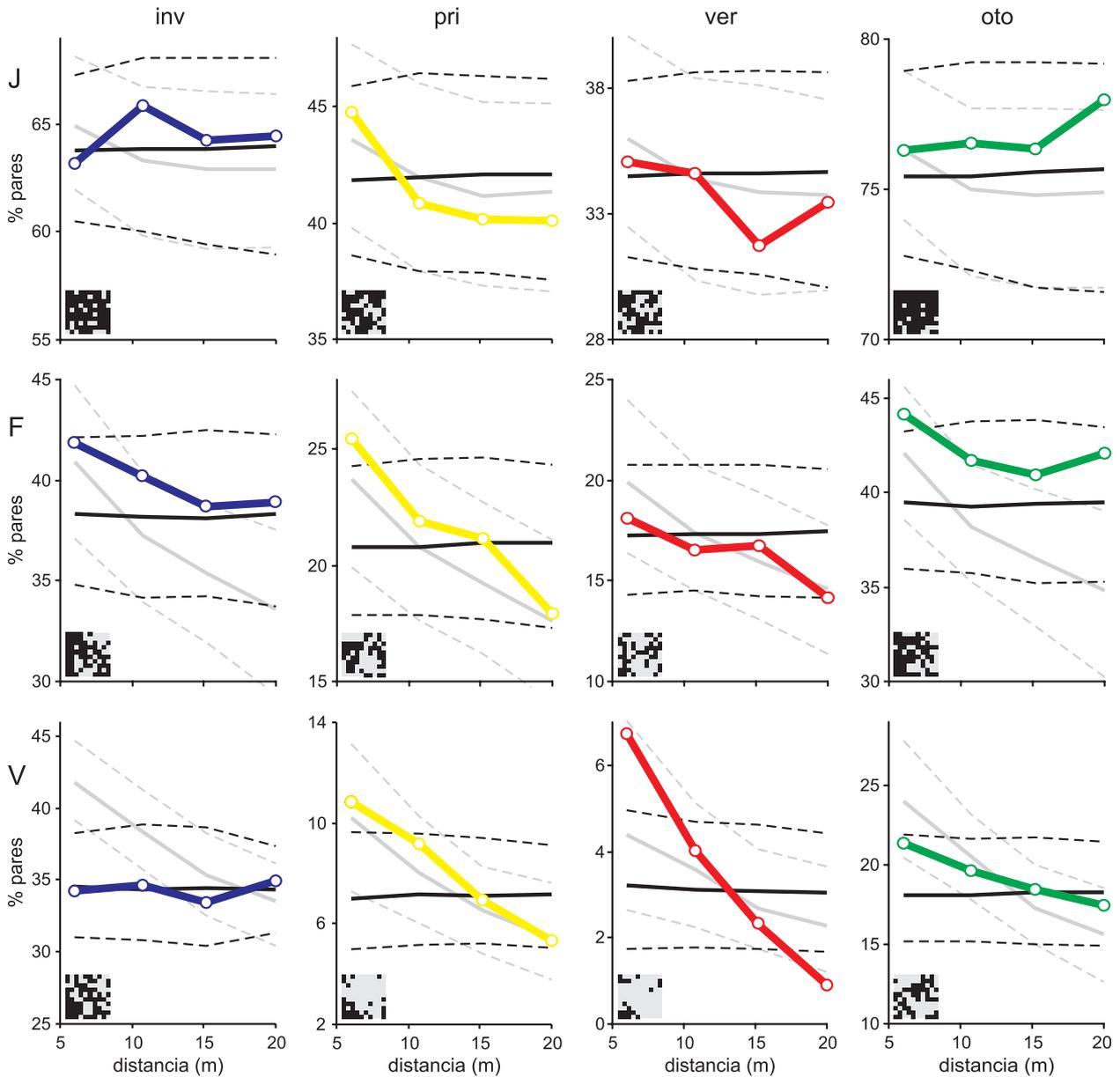


FIGURA 3.11. Porcentaje de pares de copitas usada-usada en las cuatro categorías de distancia definidas (ver FIGURA 3.10), para cada una de las experiencias estacionales en cada grilla, a partir de los patrones de sitios usados esquematizados en el ángulo inferior izquierdo de cada subfigura (grillas de 10×10 con los sitios usados en color negro). La línea gruesa negra es el porcentaje de pares usado-usado esperado por azar y las líneas discontinuas son los percentiles 2.5% y 97.5% de la distribución, obtenidos con 1999 permutaciones (modelo CSR). Las líneas grises son los valores equivalentes según un modelo espacialmente heterogéneo en función de la distancia a los árboles altos (ver la sección UN MODELO DE ASOCIACIÓN ESPACIAL...).

RESULTADOS

Autocorrelación y agregación espacial del uso de micrositios

Según los análisis de conteo de uniones, las copitas cercanas (en la primera categoría de distancia) que resultaron ambas usadas fueron más frecuentes en primavera ($P = 0.018$) y otoño ($P = 0.023$) en la grilla F y en primavera ($P = 0.006$) y verano ($P = 0.001$) en la grilla V que lo esperado por azar (FIGURA 3.11). Resultados

similares, aunque de menor significación estadística, se observaron en invierno en F ($P = 0.071$) y en otoño en V ($P = 0.103$). La remoción en esas estaciones y grillas estuvo espacialmente asociada de manera positiva entre sitios ubicados a unos 5–7.5 m. En la grilla J, en cambio, no se observó un patrón de distribución espacial de remoción estadísticamente significativo.

En todos los casos, significativos o no, la relación de la autocorrelación con la distancia (la pendiente del correlograma) es mayor en primavera y verano que en

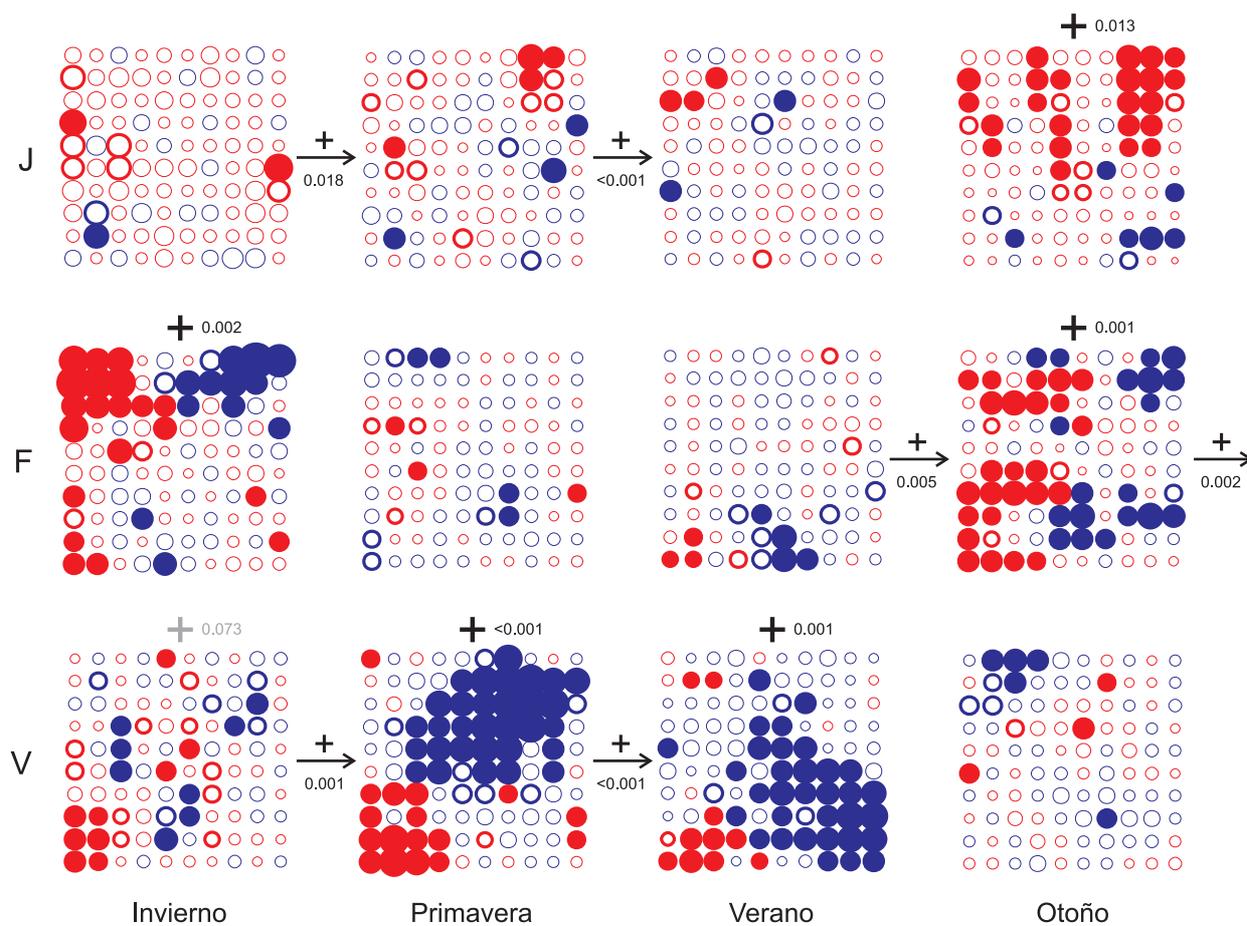


FIGURA 3.12. Resultados de los SADIE sobre el uso de sitios de alimentación en cada una de las experiencias estacionales en cada grilla. Los círculos corresponden a cada uno de los sitios donde se ofrecieron semillas (copitas) y su tamaño y color está en relación con el valor del índice de agrupamiento. Los círculos rojos llenos forman parte de los ‘parches’ de uso (valores de índice de agrupamiento positivo [I_i] mayor al percentil 95% de la distribución de valores positivos obtenida mediante 5850 permutaciones), mientras que los círculos azules llenos pertenecen a los ‘huecos’ de uso (su valor [I_i] es menor al del percentil 95% de la distribución de valores negativos). Los círculos vacíos de borde grueso tienen valores entre el percentil 90% y 95% de esa misma distribución, mientras que los vacíos de borde fino tienen valores más cercanos a cero que el del percentil 90% (i.e., valores no significativos). Se muestran los resultados de agregamiento significativamente diferentes a lo esperado si la remoción de semillas se hubiese dispuesto al azar, indicando su sentido (+: agregamiento; -: repulsión) y probabilidad asociada (prueba a dos colas). Las flechas entre diagramas indican las asociaciones significativas entre el patrón de agregamiento de estaciones consecutivas (la flecha después del último diagrama de cada grilla indica una asociación entre el otoño y el invierno no consecutivos). La ausencia de valores y flechas denota resultados no significativamente diferentes a lo esperado por azar ($P > 0.1$).

otoño e invierno (FIGURA 3.11). En primavera y verano el correlograma cruza el valor medio esperado (i.e., el punto donde la autocorrelación espacial pasa de positiva a negativa) entre las categorías de distancia 1 y 3, sugiriendo un patrón de agregamiento de los sitios consumidos en uno o más parches de tamaño similar (5–15 m). La diferencia entre estaciones está dada no tanto por lo que ocurre a distancias cortas (los puntos vecinos) sino por la tendencia a la autocorrelación negativa a distancias mayores en primavera y verano, que no se observa en otoño e invierno. La remoción en otoño e invierno es, en general, un patrón espacialmente azaroso con una tendencia al agrupamiento en distancias cortas, en ocasiones estadísticamente distinto a lo esperado por azar. En cambio, en primavera y

verano la remoción tiende a estar concentrada en áreas de un tamaño relativamente consistente, quedando el resto de la grilla relativamente sin uso, lo que provoca la disminución del porcentaje de pares de puntos usados (i.e., los pares de puntos separados por las distancias más grandes tienden a ser usados-no usados o ambos no usados).

Los SADIE también muestran en varios casos un agregamiento espacial de los sitios significativamente diferente a lo esperado por azar en función de si fueron usados (FIGURA 3.12). En dos de las cuatro estaciones en la grilla V, en dos en F y en una en J hay fuerte evidencia de un agregamiento (relación espacial positiva) de la remoción; en un caso más en la grilla V la evidencia es marginal. En ningún caso se detectó una

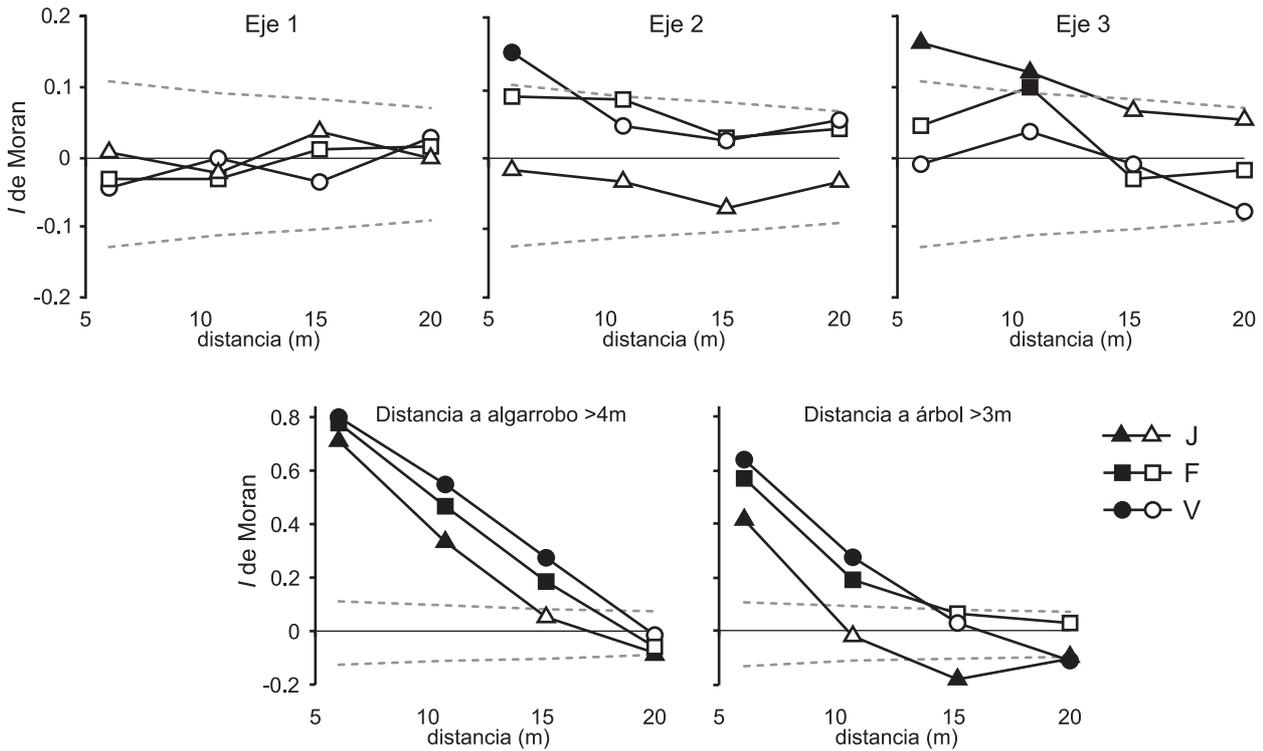


FIGURA 3.13. Correlogramas (según el estadístico I de Moran) de las variables que integran la información de las características estructurales de los microsítios (a partir de un PCA de la matriz variables-microsítios, ver PARTE I) y de las variables de distancia a la cobertura arbórea alta en cada grilla. Las líneas discontinuas son los percentiles 2.5% y 97.5% de la distribución de valores esperados por azar (según un modelo CSR); los puntos llenos son los valores fuera de ese intervalo (i.e., $P < 0.05$).

relación espacial negativa (repulsión) más allá de lo esperado por azar. Los valores de agrupamiento resultaron concordantes entre las cuatro estaciones, en todas las grillas (Coeficiente de concordancia de Kendall, g.l. = 99; grilla J: $W = 0.47$, $P < 0.001$; grilla F: $W = 0.38$, $P < 0.001$; grilla V: $W = 0.34$, $P = 0.009$). Esto implica que la posición de los microsítios en “parches de remoción” tiende a repetirse entre estaciones (a pesar de que el número de sitios donde se removieron semillas cambia: ver PARTE I). Este no es un resultado trivial, ya que a lo largo del año las aves granívoras cambian sus abundancias y dietas y se mueven a diferentes escalas, desde la formación de bandadas de alimentación mixtas hasta migraciones de distinta distancia, con un reemplazo parcial de especies, subespecies o individuos. En varios casos (dos de los cuatro examinados en cada grilla) también hubo una asociación positiva entre los sectores de las grillas con grupos de microsítios con el mismo uso (parches o huecos) entre estaciones consecutivas (FIGURA 3.12). En particular, en las grillas F y V siempre se mostraron positivamente asociadas aquellas estaciones que mostraron valores significativos de agregamiento en los análisis individuales. En la grilla J, por el contrario, resultaron positivamente asociadas las estaciones que no mostraron un patrón individual significativo (y la única estación no asociada, otoño, es la que sí mostró un patrón

de agregamiento). Nunca se detectó una asociación negativa (o disociación) entre estaciones (i.e., que zonas con consumo mayor a lo esperado en una estación fuesen zonas sin consumo en alguna otra).

En resumen, la remoción de semillas no está dispuesta espacialmente al azar en al menos dos de las tres grillas, las dos de menor nivel general de uso (la tercera muestra tendencias similares pero con valores estadísticamente no significativos). Esas zonas de “contagio” de la remoción o con un bajo nivel de uso tienden a repetirse en distintas estaciones (y nunca a compensarse).

Autocorrelación y agregación espacial de las características de los microsítios

La asociación espacial del patrón de remoción de semillas podría deberse a que las variables que influyen el uso de los microsítios de alimentación (i.e., las que caracterizan a la estructura y cobertura de los microsítios: Eje 1, Eje 2 y Eje 3) están espacialmente asociadas. Sin embargo, la evidencia a partir de los correlogramas de esas variables no es consistente con esa hipótesis. En particular, el Eje 1, que era el más importante en el uso selectivo de microsítios de acuerdo a sus características (ver PARTE I) no muestra una

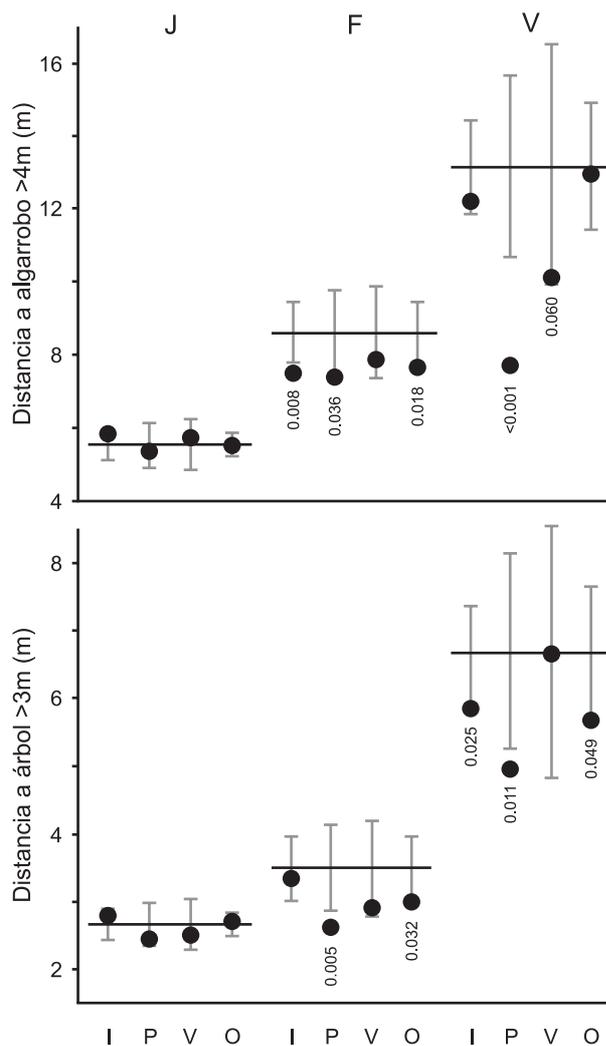


FIGURA 3.14. Distancias hasta el algarrobo de más de 4 m de altura y hasta el árbol de más de 3 m de las copitas donde las semillas fueron removidas en cada experiencia estacional en cada grilla. En gris se muestra el intervalo de 95% de la hipótesis nula de que los sitios usados no difieren de los disponibles (los extremos de cada línea son los cuantiles 0.025 y 0.975 de una distribución de 4999 promedios de muestras aleatorias del mismo tamaño que la observada en cada estación); la línea horizontal negra es el valor medio esperado (i.e., el valor promedio de la variable en cada grilla, ver TABLA 3.2). Se muestran los valores de probabilidad estimados cuando $P < 0.1$ (prueba a dos colas).

autocorrelación espacial significativamente diferente de la esperada por azar (FIGURA 3.13). El correlograma del Eje 2, asociado a la cobertura de árboles, mostró una autocorrelación positiva significativa en la primera categoría de distancia en la grilla V (y valores marginalmente significativos en F), pero no había resultado relevante en la selección de micrositos al controlar el efecto del uso diferencial de grillas (ver PARTE I). Por último, el Eje 3 muestra una autocorrelación positiva a distancias cercanas en la grilla J, donde la remoción no está más autocorrelacionada que lo esperado por

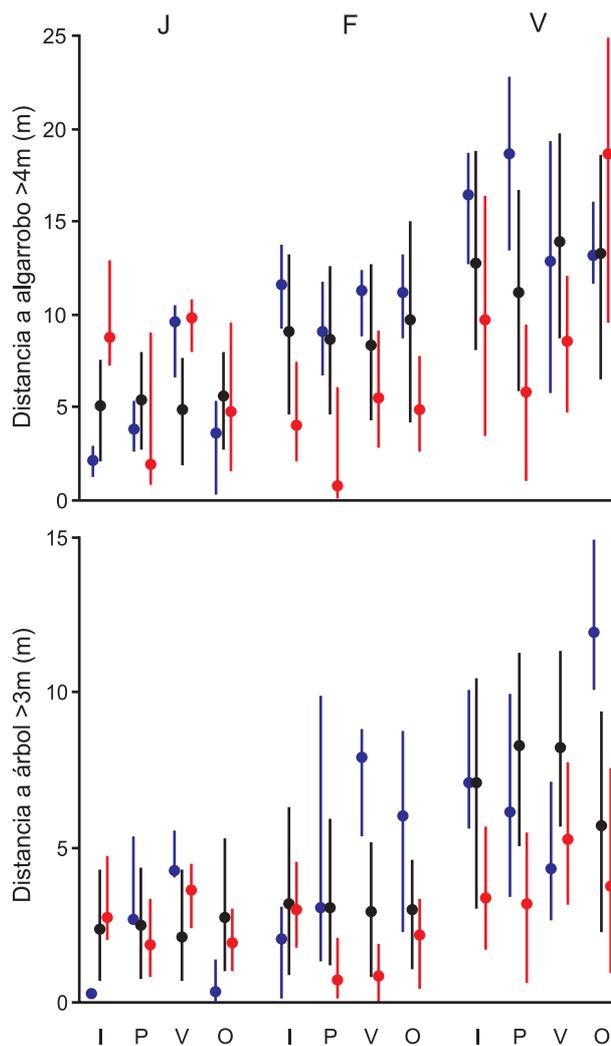


FIGURA 3.15. Distancias hasta el algarrobo de más de 4 m de altura y hasta el árbol de más de 3 m de las copitas identificadas dentro de 'parches' de consumo (en rojo, $v_j >$ percentil 90% de la distribución de valores obtenida por permutaciones), de 'huecos' no usados (en azul, $v_j <$ percentil 90% de la misma distribución) o en situación intermedia (en negro) por el SADIE, para cada experiencia estacional en cada grilla. Los símbolos indican la mediana de cada distribución de valores y las líneas el intervalo entre el primer y tercer cuartil. El número de puntos en cada condición y el criterio de categorización son los mismos que se presentan en la FIGURA 3.12.

azar (con la posible excepción de la experiencia en otoño: FIGURA 3.12), y en la grilla F, pero solo en la segunda categoría de distancia (en la cual nunca hubo evidencia de autocorrelación del uso: FIGURA 3.11). Los SADIE de agregamiento de las tres variables que resumen las características de los micrositos muestran prácticamente lo mismo: una agregación significativa del Eje 2 en la grilla F ($I_a = 1.622$, $P = 0.005$) y en la grilla V ($I_a = 1.937$, $P < 0.001$) y del Eje 3 en la grilla J ($I_a = 1.893$, $P = 0.001$), y un patrón no diferente a lo esperado por azar en el resto de los casos ($P > 0.100$).

En resumen, la relativa independencia espacial de las principales características estructurales a escala de micrositio de los sitios de oferta de semillas ubicados a solo 5 m de distancia confirma que el diseño experimental original para evaluar si el uso de micrositos de alimentación está relacionado con la estructura a escala de micrositio (que es, además, un ajustado surrogante de la abundancia de semillas) fue generalmente adecuado. Por otro lado, la distribución espacial no aleatoria de la remoción indica que el uso de sitios de alimentación por parte de las aves involucra algún otro aspecto espacial más allá de las características estructurales-florísticas a escala de micrositio por los cuales la remoción de semillas está espacialmente más agrupada que lo esperado por azar (en al menos dos de las tres grillas).

Las distancias entre los sitios de oferta y los árboles altos, que tuvieron diferencias importantes entre grillas y que estaban en relación con la intensidad relativa de uso de cada grilla (ver PARTE I), muestran un patrón de autocorrelación espacial positiva muy marcado (FIGURA 3.13). Esto no es sorprendente dado que una parte importante de esas distancias (entre el 26.7% y el 68%; TABLA 3.3) fueron mayores que la distancia entre copitas vecinas (5 m), por lo que mucha copitas cercanas resultan similares (ambas cercanas o ambas lejanas a árboles altos). En las grillas F y V los valores de estas distancias en los sitios usados no fueron una muestra azarosa de los valores de distancia disponibles, con un importante sesgo hacia el uso de los sitios a menores distancias de al menos una de las dos variables en casi todas las estaciones (FIGURA 3.14).

De la misma manera, los parches o zonas con remoción agregada identificados por el SADIE en cada una de las estaciones en las grillas F y V tienen valores menores de distancia a árboles (al menos en alguna de las dos variables) que el resto de los puntos de las grillas (FIGURA 3.15); en la grilla J, en cambio, esa relación fue irregular. Como estas variables de distancia no aparecen generalmente correlacionadas significativamente con los componentes principales de las características de los micrositos, estos resultados no son producidos por una correlación con los efectos de la estructura ya detectados. Una vez eliminadas del análisis aquellas copitas ubicadas debajo de un árbol alto, donde la cobertura y la distancia están obviamente correlacionadas (i.e., eliminando los puntos donde la distancia a un árbol de más de 3 m de altura es menor a 50 cm: 23 en J, 22 en F y 7 en V), solo aparecen dos correlaciones significativas (correlaciones por rangos de Spearman: Eje 3 vs. distancia al árbol mayor a 3 m (grilla F): $r_s = 0.271$, $P = 0.017$; Eje 3 vs. distancia al algarrobo mayor a 4 m (grilla J): $r_s = 0.276$, $P = 0.015$; las otras 16 pruebas: $P > 0.2$) a pesar de no corregir los grados de libertad de las pruebas estadísticas por la autocorrelación espacial de las variables y por el número de pruebas realizadas, que harían a las pruebas más conservativas.

Un modelo de asociación espacial de la remoción con la estructura de la vegetación

La autocorrelación detectada en la remoción de semillas, entonces, podría estar asociada con la disposición de la cobertura leñosa alta. Para evaluar esa posibilidad se comparó el patrón de autocorrelación observado (mediante el análisis de conteo de uniones) con el esperado por un modelo simple que incorpora una variación en la probabilidad de uso de un sitio en relación a la distancia a algarrobos de más de 4 m de altura, en primer término, y con los árboles de más de 3 m, en segundo. El modelo supone que las aves usan exclusivamente los micrositos en los alrededores de los árboles, prefiriendo aquellos en la periferia de los algarrobos grandes. Para ello se dio una probabilidad de uso relativa de 1 a los sitios a menos de 10 m de distancia del borde del dosel de un árbol de más de 3 m de altura, una probabilidad relativa de 3 a aquellos a menos de 10 m del borde de un algarrobo de más de 4 m de altura y una probabilidad relativa de 6 a aquellos a menos de 5 m del mismo tipo de árboles. Los valores esperados se obtienen de calcular el estadístico para cada una de múltiples iteraciones de elegir, al azar pero según esas probabilidades, el mismo número de sitios que fueron usados en cada experiencia estacional en cada grilla. A los puntos a más de 10 m de cualquier árbol de tres o más metros de altura (4 en la grilla F, ninguno en la grilla J y 26 en la grilla V) se les asignó una probabilidad de 0 (no pueden ser elegidos en el procedimiento de remuestreo).

En la FIGURA 3.11 se puede ver que los valores de autocorrelación espacial esperados por ese modelo (en gris) están bastante más de acuerdo con los resultados de las experiencias que lo esperado según un modelo completamente aleatorio con independencia espacial (en negro). Al comparar los correlogramas observados con los esperados según ambos modelos se destaca aún más el hecho de que en primavera y verano el patrón de autocorrelación positiva a distancias cercanas y su disminución con la distancia se ajustan más (o incluso exceden) al del modelo que incluye la heterogeneidad espacial dada por los árboles, mientras que en otoño e invierno el patrón es intermedio o más similar al modelo espacialmente aleatorio (especialmente a distancias mayores). En la grilla J, donde no hubo evidencias importantes de que la remoción de semillas estuviese espacialmente correlacionada, ambos modelos tienen predicciones similares como consecuencia de la abundancia (y la distribución) de árboles altos en esa grilla. Los valores observados en esa grilla no permitirían distinguir estadísticamente (al menos con este análisis) entre un modelo espacial de asociación con menores distancias a los árboles de uno espacialmente aleatorio, por lo que no se puede concluir que el proceso de selección de sitios de alimentación allí sea diferente al que puede inferirse por los patrones sesgados detectados en las otras dos grillas.

PARTE III. INTEGRACIÓN: LOS EFECTOS SIMULTÁNEOS DE LA POSICIÓN Y LA ESTRUCTURA SOBRE EL USO ESTACIONAL Y ANUAL DE LOS MICROSITIOS

Hasta el momento se observaron, por separado, los efectos de las características estructurales de los micrositios (variables derivadas de un PCA con las coberturas de distintos grupos de vegetación) y los efectos de la distancia a estructuras usualmente fuera de los micrositios (árboles altos) sobre el uso del espacio por las aves para alimentarse. Dentro de un esquema general de uso del espacio muy poco restringido dentro del algarrobal, ambos factores (características internas y ubicación) tienen cierta influencia para que ese patrón de uso no sea totalmente azaroso. Para cotejar esos resultados en forma simultánea, en esta Parte se ajustarán una serie de modelos binomiales a la remoción en cada estación y en cada grilla, de manera de poner a prueba la influencia relativa de las características estructurales de los micrositios vs. la de su posición en relación a los árboles altos. La naturaleza de estos datos, en especial la presunta alta incidencia de falsos-negativos (micrositios usables o usados frecuentemente pero donde la semilla no fue removida durante los dos días de cada experiencia estacional) y la autocorrelación espacial en algunas de las variables “independientes”, hacen a esta técnica de modelado poco conveniente como análisis estadístico principal, y mucho menos para obtener un modelo predictivo ajustado. Sin embargo, aquí el objetivo es simplemente poder evaluar en forma simultánea la influencia de las variables de estructura y de ubicación sobre la variable dependiente, con el propósito de corroborar la plausibilidad de una explicación conjunta derivada de los resultados de los análisis parciales.

Si bien había motivos para esperar un uso del espacio diferente en diferentes épocas del año (e.g., los cambios comportamentales y demográficos de las aves, la dinámica espacio-temporal del banco de semillas), los patrones de uso de los sitios de alimentación de las experiencias estacionales parecen tener elementos comunes. En primer lugar, cada grilla mantuvo su nivel de uso relativo a lo largo del año. Luego, y aun cuando se observó que el patrón de uso del espacio es poco restrictivo a escala de micrositio, los sesgos en las características estructurales de los micrositios usados fueron similares en todas las experiencias estacionales (PARTE I) y los patrones de autocorrelación y agregamiento fueron similares en varias de las experiencias estacionales en cada grilla (PARTE II). La única diferencia detectada entre estaciones es una mayor asociación de la remoción con las menores distancias a árboles en primavera y verano en las dos grillas con menos árboles y menos remoción. Todo esto implica que podría haber ciertas características de la estructura de la vegetación (dentro y fuera de los micrositios) que hacen a los puntos del algarrobal más o menos probables de ser visitados a lo largo del año. La integración

de las observaciones estacionales de uso del espacio podrían aportar información sobre cuáles son esos factores, en una escala temporal más adecuada para evaluar la probabilidad de supervivencia de las semillas entre su dispersión y su potencial germinación¹¹.

MÉTODOS

Los datos son los de las mismas experiencias estacionales de remoción de semillas descritas en la PARTE I. Para cotejar la influencia de las características estructurales y de la ubicación de los micrositios de alimentación en forma simultánea, se ajustaron una serie de modelos lineales generalizados para el caso de una variable dependiente binaria (modelos binomiales logísticos), que es la remoción (1) o no (0) de la semilla ofrecida en cada copita, para cada experiencia estacional y grilla por separado (i.e. 4 estaciones \times 3 grillas = 12 modelos). El ajuste de los modelos lineales generalizados se hizo mediante el método de máxima verosimilitud, implementado en las funciones *glm* y *lrm* del paquete estadístico S-PLUS 6.2 (*lrm* es una función adicional de la biblioteca “*design*” provista por F. Harrell), usando la función de enlace (*link*) *logit*¹². Una manera de comparar si un modelo (A) es mejor que otro (B) es incorporarlos a ambos en un modelo común (A + B) y comparar cuál es el aporte de A dada la presencia de B (es decir, la diferencia entre B y A + B) y viceversa (Harrell 2001). Aquí se siguió esta aproximación para evaluar el aporte a la predicción de la variable binaria de respuesta (uso o no uso del micrositio) de un modelo basado en las variables de estructura (3 variables: Eje 1, Eje 2 y Eje 3) versus la de uno basado en la distancia a los árboles altos (2 variables: distancia al borde del dosel de árboles de más de 3 m de altura y a algarrobos de más de 4 m de altura), comparándolos con el modelo nulo (aquel que solo involucra una constante) para estimar el aporte de cada modelo por sí mismo y en relación al modelo completo (con las 5 variables). Como se trata de comparaciones de modelos anidados (i.e., donde uno de ellos está totalmente incluido dentro del otro), se analizó la diferencia en sus valores de devianza (*deviance*: un cociente

¹¹ En otros trabajos también se integraron los resultados de varias experiencias de remoción de semillas (e.g., Thompson & al. 1991 con experiencias hechas en distintos años), pero sin antes haberlas analizado por separado. Esto tiene el riesgo de que si la selección del espacio cambia entre experiencias, su agregamiento puede producir un patrón artificial o bien puede no distinguirse el proceso en acción (e.g., no es distinguible del azar por agregamiento de patrones de uso del espacio complementarios).

¹² No hubo diferencias relevantes en los resultados utilizando la función de enlace *clog-log*.

TABLA 3.7. Resultados de la comparación de los modelos lineales generalizados con el uso de cada micrositio como variable respuesta binaria (modelos binomiales logísticos), para cada experiencia estacional en cada grilla. Las variables independientes ensayadas fueron cinco, en dos grupos: Ejes (Eje 1, Eje 2 y Eje 3) y Distancias (dist. al árbol >3 m y dist. al algarrobo >4 m). Se presentan los valores de reducción de devianza asociados a la diferencia entre pares de modelos anidados (modelo nulo [constante] vs. modelo Ejes; modelo Distancias vs. modelo completo [Ejes+Distancias]; nulo vs. Distancias; Ejes vs. completo; nulo vs. completo), con su valor de probabilidad asociado según un estadístico chi-cuadrado con grados de libertad igual a la diferencia entre los modelos comparados (dif. g.l.; los grados de libertad del modelo nulo son 99 en todos los casos). Además se presentan los estadísticos R^2 de Nagelkerke y D_{xy} de Somers para el modelo completo.

	dif. g.l.	J				F				V			
		inv	pri	ver	oto	inv	pri	ver	oto	inv	pri	ver	oto
Ejes													
ignorando Distancias	3	14.44	13.69	26.00	2.55	8.15	7.93	8.72	26.28	5.36	18.27	5.30	2.12
		0.002	0.003	0.000	0.466	0.043	0.048	0.033	0.000	0.147	0.000	0.151	0.548
ajustado por Distancias	3	13.09	13.95	27.20	2.41	6.64	9.17	6.79	30.43	5.21	9.66	4.69	1.87
		0.004	0.003	0.000	0.492	0.084	0.027	0.079	0.000	0.157	0.022	0.196	0.600
Distancias													
ignorando Ejes	2	1.77	1.93	1.48	0.31	7.51	9.03	3.28	7.47	5.29	20.49	5.34	4.69
		0.413	0.382	0.476	0.857	0.023	0.011	0.194	0.024	0.071	0.000	0.069	0.096
ajustado por Ejes	2	0.42	2.19	2.68	0.16	6.00	10.27	1.35	11.62	5.14	11.88	4.73	4.44
		0.811	0.334	0.261	0.921	0.050	0.006	0.510	0.003	0.077	0.003	0.094	0.109
Ejes + Distancias													
	5	14.86	15.88	28.68	2.72	14.14	18.20	10.07	37.90	10.50	30.15	10.03	6.55
		0.011	0.007	0.000	0.743	0.015	0.003	0.073	0.000	0.062	0.000	0.074	0.256
R^2		0.22	0.20	0.34	0.05	0.18	0.22	0.13	0.43	0.13	0.38	0.16	0.09
D_{xy}		0.51	0.46	0.59	0.29	0.40	0.49	0.32	0.68	0.37	0.59	0.45	0.30

de los valores de verosimilitud de un modelo respecto al modelo saturado que ajusta perfectamente a los datos), que es el aporte dado por los términos adicionales entre uno y otro modelo. A esa diferencia en devianza se le asignó un valor de probabilidad comparándola con una distribución chi-cuadrado con grados de libertad iguales a la diferencia en el número de grados de libertad de a cada uno de los dos modelos anidados comparados (Collett 2003). Dado que, como sugiere Harrell (2001), no se hizo una reducción de los modelos parciales descartando aquellas variables de cada grupo que no aportan información significativa, se consideran potencialmente relevantes aquellas reducciones de la devianza asociadas a $P < 0.1$ ¹³. Los valores estadísticos que se presentan son aquellos que aportan al objetivo de la comparación de los modelos, pero no son estimadores válidos del error asociado a la inferencia estadística de una puesta a prueba tradicional de hipótesis previas, pues se trata de modelos a posteriori de la evaluación y selección de las variables por otras técnicas (en PARTES I y II). En todos los casos se utilizaron las variables en su forma lineal, para mantener el criterio utilizado en las etapas anteriores del análisis; de todas maneras las transformaciones ensayadas, así como el agregado de interacciones entre

las variables, no alteraron la interpretación de los resultados de manera relevante para el objetivo planteado.

Para el modelo completo (con las cinco variables), además de su aporte respecto al modelo nulo se presentan dos estadísticos que comparan de manera diferente las probabilidades predichas y los eventos observados. El primero es el estadístico R^2 de Nagelkerke que, variando entre 0 y 1 en forma análoga al coeficiente de determinación en una regresión simple, puede ser interpretado como la proporción de la variación total explicada por el modelo (Harrell 2001, Collett 2003). El segundo es el valor de concordancia D_{xy} de Somers (o correlación por rangos, derivado de la prueba no paramétrica de Wilcoxon-Mann-Whitney) que varía entre 0 y 1 indicando desde un modelo que hace predicciones azarosas hasta uno que las hace perfectamente discriminantes, respectivamente, en base a la comparación de la proporción de pares de casos con respuestas distintas donde la probabilidad predicha del que respondió (sitio usado) es mayor que la del que no (no usado) (Harrell 2001). Este último estadístico es insensible a la proporción de respuestas positivas observadas (Harrell 2001), que en este caso es muy variable entre las estaciones y grillas a comparar (ver PARTE I).

El uso de micrositios de alimentación a lo largo del año

Para evaluar si el uso de micrositios individuales tiende a repetirse entre estaciones se puso a prueba la independencia de la remoción de semillas estacional

¹³ La significación estadística del ajuste resultaría mayor si se eliminara a posteriori alguna de las variables en cada grupo que no aportan al modelo utilizando la información del mismo análisis iterativamente, como es habitual al intentar establecer un modelo explicativo mínimo.

clasificando a cada micrositio de acuerdo a la remoción o no en cada una de las experiencias estacionales. Se construyeron tablas de contingencia de cuatro factores (uno por estación) con dos niveles (usado o no usado; i.e., tablas de $2 \times 2 \times 2 \times 2$). La hipótesis de independencia entre estaciones se puso a prueba evaluando el ajuste de un modelo log-lineal sin interacciones¹⁴, mediante el estadístico chi-cuadrado del cociente de máxima verosimilitud (*maximum-likelihood ratio chi-square*, usualmente denominado *G*, con una distribución aproximada a la chi-cuadrado). Dadas las diferencias observadas en el nivel de uso de cada grilla, los análisis se hicieron para cada una por separado (tres tablas de contingencia con $n = 100$). A pesar de que el número total de casos evaluados es mayor al mínimo recomendado para este tipo de análisis (cinco veces el número de celdas: $20 \times 5 = 80$), algunas frecuencias esperadas resultaron menores a 1, por los que las probabilidades asociadas a los estadísticos deben evaluarse con cautela.

Para evaluar si hay factores estructurales que son importantes en todo momento para aumentar o reducir las chances de que un sitio sea utilizado para alimentarse, se integraron los resultados de las cuatro experiencias estacionales, por lo que a cada copita se le asignó el valor del número de veces que fue usada, entre 0 (ninguna vez) y 4 (en todas las estaciones). Para evaluar la consistencia en el uso de cada micrositio a lo largo del año, a partir del número de sitios usados en cada grilla y estación (i.e., suponiendo el nivel de uso observado de cada grilla), se puso a prueba la distribución de esta nueva variable comparando el número de veces que cada micrositio fue utilizado en función de lo esperado si el uso de micrositios fuese independiente entre estaciones. El número de micrositios usados en todas las estaciones que se espera es aquel dado por el producto de la probabilidad de un micrositio de ser seleccionado en cada estación (i.e., $p_{inv} \times p_{pri} \times p_{ver} \times p_{oto}$) donde el mejor estimador de p_i es el número de micrositios usados en la experiencia i sobre el total disponible (y donde $q_i = 1 - p_i$). De la misma manera se puede obtener el número esperado de micrositios usados diferente número de veces: ninguna ($q_{inv} \times q_{pri} \times q_{ver} \times q_{oto}$), una (4 casos: $p_{inv} \times q_{pri} \times q_{ver} \times q_{oto} + q_{inv} \times p_{pri} \times q_{ver} \times q_{oto} + q_{inv} \times q_{pri} \times p_{ver} \times q_{oto} + q_{inv} \times q_{pri} \times q_{ver} \times p_{oto}$), dos (6 casos) o tres (4 casos). La diferencia entre la distribución de frecuencias observada y esperada, para cada grilla por separado, se evaluó con un estadístico χ^2 .

Para analizar si la variable del número de veces que cada sitio fue usado aporta información nueva a la obtenida con los análisis de cada estación por separado, se repitieron los análisis de los patrones espaciales mediante el correlograma según el índice I de Moran y el SADIE de agregamiento, de la misma manera que se explicó en MÉTODOS de la PARTE II.

RESULTADOS

El primer resultado general es que, de acuerdo a lo previsto, el ajuste de los modelos sobre la remoción de semillas de cada una de las experiencias es bastante pobre en relación a la variabilidad de los datos (el R^2 nunca fue mayor a 0.43 y en nueve de las doce pruebas fue menor a 0.25; TABLA 3.7). En un caso (otoño en la grilla J), incluso, ninguna de las variables aporta información relevante para explicar la probabilidad de

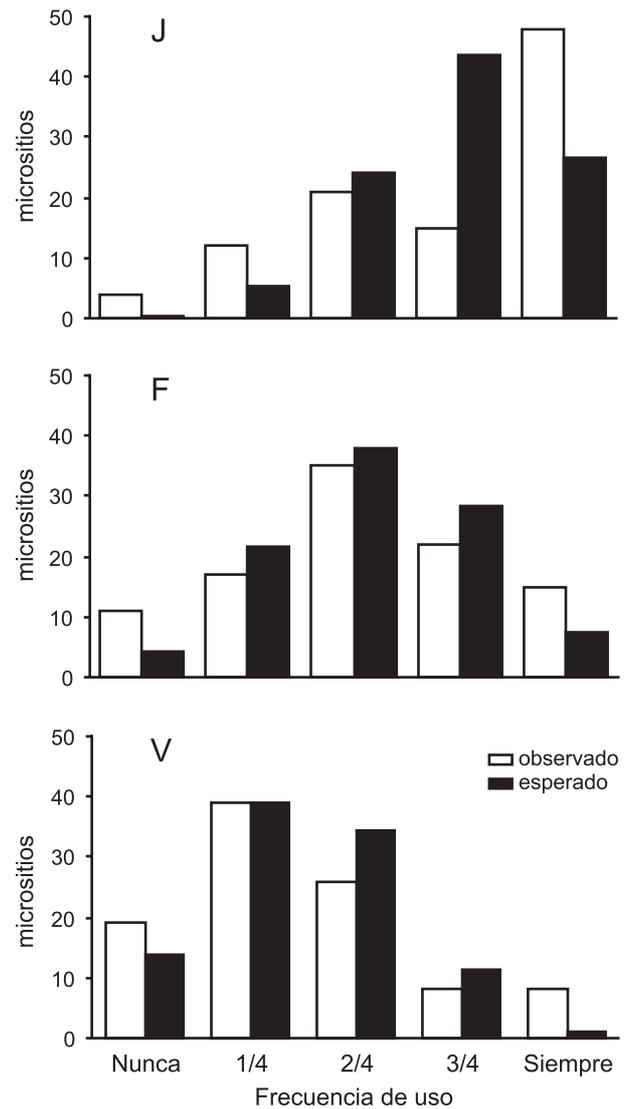


FIGURA 3.16. Distribución de los micrositios en función del número de veces que fueron usados a lo largo de las cuatro experiencias de oferta estacionales en cada grilla. Las columnas blancas indican el número de micrositios observado en cada categoría, y las columnas negras el número esperado si el uso de cada micrositio fuera azaroso en cada estación e independiente entre estaciones (i.e., si tuviera una probabilidad de uso dependiente solamente del número de sitios usados en cada grilla y estación). Ninguna de las distribuciones observadas ajusta a lo esperado: grilla J: $\chi^2 = 80.23$, grilla F: $\chi^2 = 19.90$, grilla V: $\chi^2 = 42.02$; en todos los casos $n = 100$, g.l. = 4 y $P < 0.001$.

¹⁴ El logaritmo de la frecuencia en una celda (F_{ijkl}) es ajustada al modelo: $\ln(F_{ijkl}) = \text{constante} + \text{inv} + \text{pri} + \text{ver} + \text{oto}$; i.e., estimando las frecuencias esperadas bajo la hipótesis nula de independencia completa.

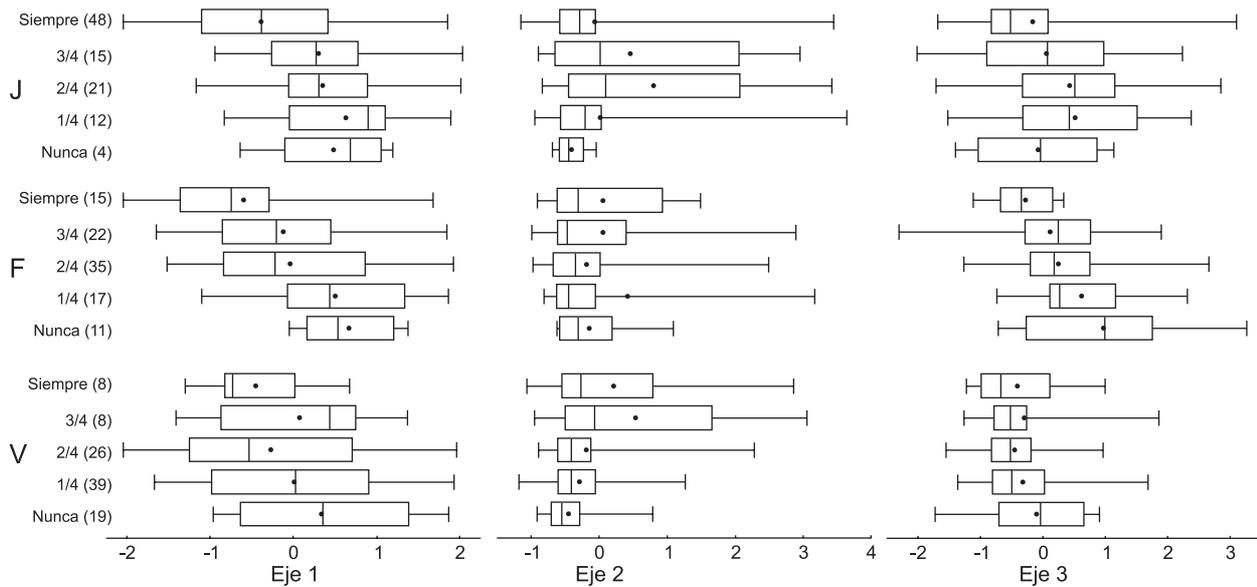


FIGURA 3.17. Distribuciones de las categorías de uso de las copitas (de acuerdo al número de experiencias estacionales en las que fueron usadas) según sus valores sobre los componentes principales del PCA. La línea vertical representa la mediana, el punto a la media, la caja son los percentiles 25% y 75%, y los bigotes indican el rango.

uso de los sitios (i.e., no hay diferencias significativas con el modelo nulo que solo contiene una constante). De todas maneras, hay una cierta concordancia (valores D_{xy} , TABLA 3.7) entre si los sitios fueron o no usados y su mayor o menor probabilidad predicha por los modelos completos, lo que muestra que los modelos no son muy ajustados ($D_{xy} = 1$) pero tampoco completamente irrelevantes ($D_{xy} = 0$) para indicar un orden general de mayor o menor probabilidad de uso según las variables independientes consideradas.

A pesar de estas deficiencias generales, la comparación entre grillas y estaciones muestra algunos resultados consistentes. En la grilla J, la de mayor cantidad de árboles altos y nivel de uso, los modelos basados en la distancia a árboles nunca aportan información para predecir la probabilidad de uso de los sitios, mientras que en tres de las cuatro estaciones es significativo el aporte de las variables de las características estructurales de los micrositios (esto es así tanto cuando se analiza el aporte de las variables estructurales por sí mismas como su contribución una vez incorporadas las variables de distancia). La experiencia de otoño, donde ninguna de las variables parece relevante, es la única que presentó un patrón de agregamiento espacial significativo en esta grilla (ver PARTE II). En la grilla V, de características generales opuestas (pocos árboles altos, bajo nivel de remoción), el aporte de las variables de distancia es marginalmente significativo, y las variables de estructura son menos importantes¹⁵. Por último, en la grilla F, de características intermedias, el aporte de ambos tipos de variables es más parejo, aportando ambos a mejorar la explicación del modelo (excepto en el verano, donde sólo las características estructurales de los ejes del PCA resultan relevantes).

El uso de micrositios de alimentación a lo largo del año

La remoción de semillas no resultó independiente entre las experiencias estacionales para ninguna de las grillas (grilla J: $G = 67.54$, g.l. = 11, $P < 0.001$; grilla F: $G = 20.24$, g.l. = 11, $P = 0.042$; grilla V: $G = 30.72$, g.l. = 11, $P = 0.001$). La distribución del número de veces que fueron utilizados los micrositios no ajustó en ningún caso a lo esperado si el uso fuese azaroso en cada estación e independiente entre estaciones (FIGURA 3.16), con las mayores diferencias asociadas a un exceso de observaciones en las categorías “usado siempre” (4/4) y “nunca usado” (0/4). Existe, por lo tanto, una tendencia importante a que se repita el uso (o no uso) de cada micrositio a lo largo de las experiencias estacionales (así como ocurría entre el primer y segundo día de cada experiencia estacional, ver MÉTODOS de PARTE I), que es independiente de las diferencias en el nivel de remoción entre grillas.

En la PARTE I se mostró que en cada estación el uso estaba asociado a ciertas variables de la cobertura de los micrositios (en particular de arbustos y mantillo). En la PARTE II, que en varias estaciones hay un patrón

¹⁵ En la primavera la variable de estructura que aparece como importante (Eje 2) es la que también involucra a los árboles y su aporte está parcialmente correlacionado con las variables de distancia (por eso la reducción de la devianza del modelo completo es menor que la suma de los modelos parciales: $30.15 < 18.27 + 20.49$ o, lo que es lo mismo, hay una gran diferencia entre el aporte de cada grupo de variables por sí mismo y aquel una vez incorporado el otro grupo al modelo).

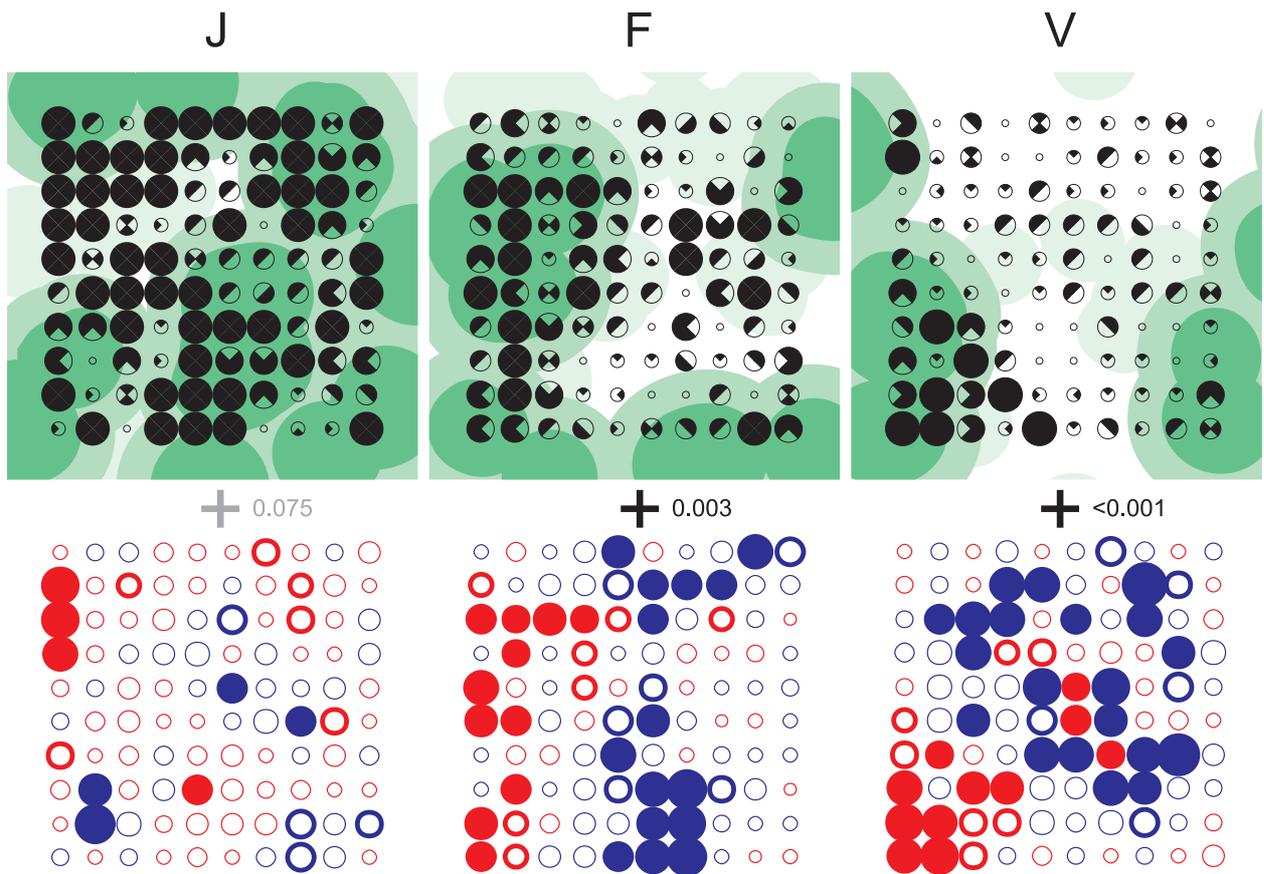


FIGURA 3.18. Remoción de semillas en las tres grillas a lo largo de las cuatro experiencias estacionales y su relación con la distancia a los árboles altos (arriba) y el agregamiento de esa remoción en parches y huecos según el SADIE (abajo). En la fila superior se representan las grillas, donde los círculos corresponden a cada uno de los sitios donde se ofrecieron semillas. El tamaño de los círculos está de acuerdo al número de experiencias estacionales en las que la semilla fue removida y cada uno está dividido en cuartos mostrando en color negro en qué estaciones fue utilizado (en sentido horario a partir del cuarto superior que es invierno). En color verde se representan las distancias a los árboles altos (verde oscuro: zonas a menos de 5 m del borde del dosel de un algarrobo >4 m de altura; verde intermedio: a <10 m de los mismos árboles; verde claro: a <5 m de árboles >3 m de altura; i.e., las categorías usadas en el modelo planteado en la PARTE II). En la fila inferior están representados los índices de agrupamiento asignados a cada punto de cada grilla según los patrones espaciales del número de veces que las copitas fueron usadas. El tamaño y color de los puntos está en relación con el valor del índice de agrupamiento (ver FIGURA 3.12). Sobre cada diagrama se destacan los resultados de agregamiento significativamente diferentes a lo esperado si la remoción de semillas se hubiese dispuesto al azar, indicando su sentido (+: agregamiento; -: repulsión) y probabilidad asociada (prueba a dos colas).

de asociación espacial entre micrositios cercanos de cada grilla, presuntamente dado por la distancia a los árboles altos, y una asociación del agregamiento de los sitios usados en parches entre varias de las estaciones en cada grilla. La permanencia de la importancia de esas características a lo largo del año seguramente provoca que algunos sitios sean usados siempre y otros no lo hayan sido nunca (o, al menos, que eso sea significativamente mayor a lo esperado). En las FIGURAS 3.17, 3.18 y 3.19 puede verse que son esas mismas variables las que están influyendo la probabilidad de uso de los micrositios cuando se analiza a escala anual (i.e., aumentando la escala temporal del análisis). El número de estaciones en que cada micrositio fue usado está en relación inversa con los valores en el Eje 1 en las tres grillas y, en menor medida también con los del Eje 3 (FIGURA 3.16). Al observar el patrón de remoción

de semillas integrado para las cuatro experiencias estacionales sobre el diagrama de las grillas (FIGURA 3.18) puede verse que el consumo, aún siendo muy variable, parece estar asociado a la periferia de los árboles altos, en particular a la de los algarrobos de más de 4 m de altura en aquellas grillas donde se detectó un patrón agrupado (F y V). Algo similar ocurre con el agregamiento en parches según los SADIE, que repite el patrón general: siempre se detecta agregamiento (nunca repulsión) y es más marcado a escala de grilla cuanto menor es el nivel de consumo y la abundancia de árboles altos (FIGURA 3.18)¹⁶. También los parches

¹⁶ La versión no paramétrica del SADIE produjo resultados parecidos y de similar significación estadística (J: $P = 0.054$; F: $P = 0.002$; V: $P = 0.003$).

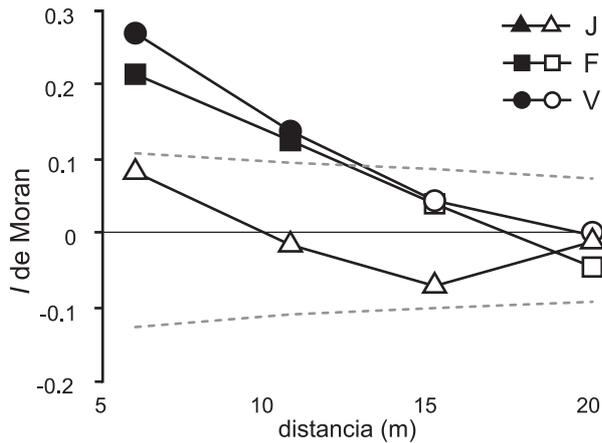


FIGURA 3.19. Correlograma (según el estadístico I de Moran) del número de experiencias estacionales en las que la semilla fue removida de cada copita, para cada grilla. Las líneas discontinuas son los percentiles 2.5% y 97.5% de la distribución de valores esperados por azar (según un modelo CSR); los puntos llenos son los valores fuera de ese intervalo (i.e., $P < 0.05$). Comparar con las FIGURAS 3.11 y 3.13.

y los huecos tienden a estar laxamente asociados con la menor y mayor distancia a los árboles altos. Por último, el correlograma del “consumo anual” muestra un patrón de autocorrelación espacial bastante similar, aunque algo menos intenso, al de las variables de distancia a cobertura arbórea (FIGURA 3.19, comparar con la FIGURA 3.13).

Si se considera que los factores que más afectan el uso de micrositios actúan de la misma manera durante todo el año, el uso estacional debería ser similar aunque distorsionado por distinta cantidad de “ruido”. Una manera de reducir la importancia de la variabilidad detectada en el uso de los sitios en cada una de las experiencias al integrarlas es retener en el análisis sólo aquellos sitios que se comportaron consistentemente en todas las experiencias (Rice & al. 1986), es decir que fueron usados siempre o no lo fueron nunca. En particular, esto sirve para disminuir la importancia de los falsos-negativos, aumentando la confianza en el supuesto de que hay sitios no usados a partir de la reiteración de tal evento¹⁷. La pregunta, entonces, es si las variables estructurales del micrositio (los componentes principales) o de su entorno o ubicación (distancias a los árboles altos) están asociadas a esa diferencia entre sitios siempre y nunca usados. Esto, a su vez, se relaciona en forma más directa con la probabilidad de que las semillas allí ubicadas sean o no consumidas entre su dispersión y su potencial germinación y establecimiento (en particular con la posible

TABLA 3.8. Resultados de la comparación de los modelos lineales generalizados logísticos usando los micrositios que nunca fueron usados (0) y los que fueron usados en todas las estaciones (1) como variable respuesta binaria en cada una de las grillas. El número de datos en cada condición por grilla fue: J: 4 nunca y 48 siempre (modelo nulo con 51 g.l.); F: 11 y 15 (25 g.l.); V: 19 y 8 (26 g.l.). Las variables independientes, modelos comparados y estadísticos reportados son los mismos que en la TABLA 3.7.

	dif. g.l.	J	F	V
Ejes				
ignorando Distancias	3	4.421	16.138	9.079
		0.219	0.001	0.028
ajustado por Distancias	3	3.693	19.465	6.882
		0.297	0.000	0.076
Distancias				
ignorando Ejes	2	2.179	8.354	8.739
		0.336	0.015	0.013
ajustado por Ejes	2	1.452	11.681	6.542
		0.484	0.003	0.038
Ejes + Distancias				
	5	5.872	27.818	15.621
		0.319	0.000	0.008
	R ²	0.26	0.88	0.63
	D _{xy}	0.63	0.98	0.83

existencia de sitios seguros ante el consumo por aves granívoras). Esto se puso a prueba mediante modelos lineales generalizados logísticos, usando el mismo procedimiento explicado más arriba para cada una de las estaciones por separado pero solo para los micrositios siempre (1) y nunca (0) usados a lo largo de las cuatro experiencias estacionales (i.e., los micrositios de uso intermedio fueron descartados de este análisis).

Las variables que aportan a explicar la diferencia entre los micrositios que no fueron usados nunca y los que fueron usados en todas las experiencias estacionales son similares a las obtenidas en el análisis de las distintas estaciones (TABLA 3.8). Sin embargo el ajuste de los modelos es notablemente mejor (comparar las TABLAS 3.7 y 3.8) al eliminar aquellos sitios que sólo fueron usados en algunas de las experiencias. Nuevamente en la grilla J el aporte de las variables es prácticamente nulo, lo que está de acuerdo con el dato básico de que solo 4 de los 100 sitios no fueron usados en ninguna de las estaciones (solo el Eje 1, al incluirlo por sí solo, hace un aporte respecto al modelo nulo con valor de significación marginal: $P = 0.088$). En la grilla V, de características generales opuestas, las variables de distancia son algo más importantes que las de estructura del micrositio (por sí mismas y comparando el aporte que hacen una vez incorporadas las otras al modelo). Por último, en la grilla F, de características intermedias, el aporte de ambos tipos de variables es importante, y el modelo que las incorpora a todas no solo resulta significativo sino notablemente ajustado a los datos.

¹⁷ El número de experiencias a integrar con el objetivo de detectar patrones selectivos en el uso del espacio es un compromiso, ya que las categorías extremas (“nunca usado” y “siempre usado”) suelen reducirse por acumulación de ‘errores’ o ‘rarezas’ (Rice & al. 1986).

PARTE IV. LA INFLUENCIA DE LOS ÁRBOLES ALTOS: ¿SOMBRA O DISTANCIA?

La importancia de alimentarse preferentemente a una menor distancia a árboles (aunque no necesariamente debajo), un patrón detectado tanto a nivel de consumo relativo entre grillas como espacialmente dentro de las grillas donde los árboles están más separados, puede deberse a diferentes motivos. Algunos están relacionados con la presencia de los árboles en sí, como ser un sitio elevado para detectar o evadir posibles predadores, mientras que otros pueden ser el reflejo de factores ambientales que están correlacionados con los árboles. La influencia de los árboles en el uso de los micrositios de alimentación y la concentración en el espacio de las copitas usadas tendió a ser mayor en primavera y verano, al menos en aquellas grillas donde estas variables aparecieron como más importantes. Una posibilidad, entonces, es que los micrositios sean más usados cuando están cerca de los árboles por ser lugares con sombra intensa (a diferencia de la sombra leve o “media sombra” que produce el follaje abierto de las jarillas), como una forma de evitar altas temperaturas durante la alimentación. Esto permitiría a las aves disminuir la pérdida de agua corporal por evaporación durante las horas de mayor temperatura e irradiación (Wolf & Walsberg 1996, Wolf 2000). A la latitud de Nacuñán y cerca del solsticio de verano, un algarrobo de 5 m de altura puede hacer sombra hasta 5 m de distancia durante unas cuatro horas después del amanecer y antes del anochecer (i.e., el sol estar a menos de 45° de altura sobre el horizonte). Por otro lado, las sombras son más “largas” (i.e., más alejadas de las estructuras que las generan) en invierno que en verano, lo cual podría hacer que los patrones de uso en relación a los árboles en esa época sean más difusos o bien que la influencia se extienda más lejos del árbol en sí (el mismo árbol de 5 m de altura siempre extenderá su sombra hasta más de 7.5 m de distancia durante el solsticio de invierno, incluso al mediodía).

Para evaluar de manera directa el efecto de la sombra sobre el uso de sitios de alimentación se repitió la experiencia de remoción de semillas durante el verano (dos años después de la anterior), cuando se supone que la respuesta de evitación de las altas temperaturas, si existiera, debería ser más marcada. El protocolo fue básicamente el mismo de las experiencias anteriores, pero se modificó ligeramente porque los sitios que se encuentran a la sombra varían a lo largo del día, lo que hace necesario dividir la duración de la experiencia en segmentos horarios en los que las sombras se mantienen relativamente constantes en posición e intensidad. En esta nueva experiencia, por lo tanto, se pone a prueba (1) si nuevamente se observa un agregamiento de la remoción de semillas, a escala de grilla e intra-grilla, (2) si ese agregamiento está relacionado con la distancia a los árboles altos, y (3) si esas diferencias pueden ser entendidas como un “efecto sombra” (i.e., una

mayor probabilidad de remoción en aquellos sitios que se encuentran a la sombra en un determinado momento del día) o si la preferencia por menores distancias a los árboles altos se debe a otro motivo.

MÉTODOS

Se repitió la oferta de una semilla de *Setaria italica* en cada una de las copitas dispuestas cada 5 m en grillas, en dos días despejados de verano (en diciembre de 2001, dos años después de la experiencia de verano reportada en las PARTES I–III). Se descartó la grilla con patrones intermedios y se trabajó con las dos más extremas en cuanto a nivel de consumo y diferencias de cobertura de árboles: J, la de mayor consumo y más árboles, y V, la de menor consumo y árboles más alejados. En cada grilla se dispusieron 110 dispositivos (i.e., 220 dispositivos en total), extendiendo las grillas utilizadas previamente en una línea en cada dimensión (de los 10×10 originales a 11×11) y descartando 11 micrositios en cada grilla que estaban ubicados bajo cobertura densa de arbustos y que mostraron muy bajo o nulo uso durante las experiencias anteriores (valores muy positivos en el primer componente del PCA, ver PARTE I).

A diferencia de las experiencias anteriores, en las que la semilla era ofrecida al amanecer y se controlaba su remoción al atardecer abarcando el período diurno completo, en esta se consideraron tres franjas horarias de igual duración (mañana: 8:30–12:00, mediodía: 12:00–15:30 y tarde: 15:30–19:00), en cada una de las cuales se ofrecía una semilla al comienzo y se controlaba su remoción al final. El período total de oferta de semillas fue más breve que en las experiencias anteriores de la misma época (21 h vs. 29.5 h), pues no considera las primeras y últimas horas de luz, cuando las sombras son muy “largas” y tenues y hay poca diferencia de temperatura entre los sitios al sol y a la sombra (el período diurno en los días de experiencia, definido según el criterio descrito en la PARTE I, fue aproximadamente de 6:00–21:00, con el mediodía solar a las 13:30). Se consideró el uso de los sitios integrando los dos días consecutivos de oferta (i.e., una copita fue considerada “usada” en una franja horaria si la semilla fue removida durante ese período en al menos uno de los dos días).

Como la sombra proyectada por la vegetación cambia de ubicación a lo largo del día¹⁸, para cada una de las franjas horarias se determinó si cada dispositivo se

¹⁸ Este es un hecho básico que no siempre se tiene en cuenta al diseñar o discutir las consecuencias de estudios de selección de sitios de alimentación en función de variables microclimáticas.

encontraba al sol o a la sombra. Para ello se recorrieron las grillas los días inmediatamente anteriores a la experiencia, durante la mitad de cada franja horaria (mañana: 10:00–10:30, mediodía: 13:30–14:00 y tarde: 17:00–17:30) y se registró si el área inmediatamente alrededor de cada copita se encontraba expuesta a la luz solar directa (“sol”), si estaba bajo la sombra proyectada por vegetación dispersa o lejana (“media sombra”) o bajo sombra plena (proyectada por vegetación densa o cercana: “sombra”). Esta es una medida simplificada de las condiciones microclimáticas en el sitio

de oferta, cuya estimación precisa involucraría más sutilezas (Huey 1991). Aquí se está suponiendo que la irradiación solar directa es la principal variable afectando la termorregulación de los pájaros (en particular por sus consecuencias sobre la pérdida de agua corporal), el menos en términos relativos entre micrositios. No hubo intercepción de la luz solar por nubes durante los períodos de oferta de semillas en esos dos días. Como se esperaba, la condición de insolación en cada sitio de alimentación no se mantuvo constante entre franjas horarias: sólo el 19% de los puntos de cada

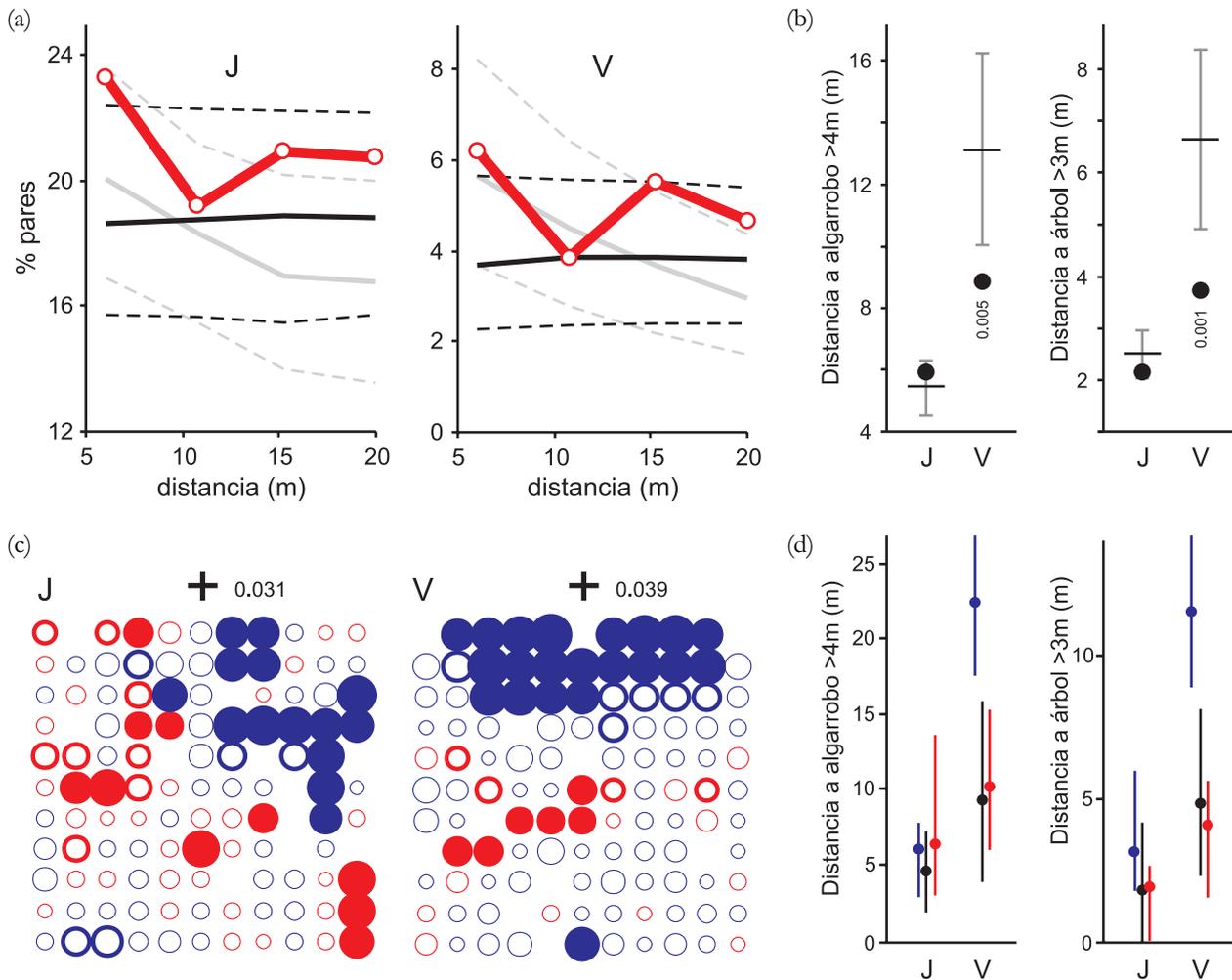


FIGURA 3.20. Resultados de la experiencia adicional de oferta de semillas de verano, dos años después de la anterior. (a) Porcentaje de pares de copitas usada-usada en las cuatro categorías de distancia definidas (ver FIGURA 3.10) y lo esperado según un modelo completamente aleatorizado (en negro; línea gruesa: valor esperado; líneas discontinuas: percentiles 2.5% y 97.5% a partir de 1999 permutaciones) y un modelo espacialmente heterogéneo en función de la distancia a los árboles altos (en gris: línea gruesa: valor esperado; líneas discontinuas: percentiles 2.5% y 97.5%; ver detalles del modelo en la PARTE II). Comparar con la FIGURA 3.11. (b) Distancias hasta el algarrobo >4 m de altura y hasta el árbol >3 m de altura de los sitios usados (círculos negros). En gris se muestra el intervalo de 95% de la hipótesis nula de que los sitios usados no difieren de los disponibles (los extremos de cada línea son los cuantiles 0.025 y 0.975 de una distribución de 4999 promedios de muestras aleatorias del mismo tamaño que la observada en cada estación); la línea horizontal negra es el valor medio esperado (i.e., el valor promedio de la variable en cada grilla). Se muestran los valores de probabilidad estimados cuando $P < 0.1$ (prueba a dos colas). Comparar con la FIGURA 3.14. (c) Resultado de los SADIE de agregamiento. El tamaño y color de los puntos está en relación con el valor del índice de agrupamiento (ver FIGURA 3.12). (d) Distancias hasta el algarrobo >4 m de altura y hasta el árbol >3 m de altura de los puntos identificados dentro de ‘parches’ de consumo (en rojo), de ‘huecos’ no usados (en azul) o puntos en situación intermedia (en negro) por el SADIE. Los símbolos indican la mediana de cada distribución de valores y las líneas el intervalo entre el primer y tercer cuartil. El número de puntos en cada categoría se presentan en (c). Comparar con la FIGURA 3.15.

grilla (incluyendo a aquellos no usados para ofrecer semillas) mantuvo su condición a lo largo de todo el día, en su mayoría de “media sombra” o “sol”; sólo seis de los puntos de J y dos de los de V se mantuvieron en “sombra” durante las tres franjas horarias. De éstos, fueron usados para ofrecer semillas cuatro y ninguno, respectivamente, pues los demás se encontraban bajo cobertura leñosa densa cerca del suelo.

Para evaluar si el uso de sitios de alimentación estuvo sesgado dependiendo de su condición de insolación, se usó una prueba de bondad de ajuste (evaluada con el estadístico χ^2) para cada franja horaria, comparándose la frecuencia de sitios usados en cada condición con lo esperado por azar según su disponibilidad. Al igual que en las experiencias anteriores, se registró la distancia desde cada copita al borde del dosel del árbol de más de 3 m de altura y al algarrobo de más de 4 m de altura más cercanos. Se repitió el análisis de permutaciones para evaluar si esas distancias a los sitios usados son una muestra azarosa de aquellas distancias hasta los micrositos disponibles (ver PARTE II). Por último, se repitieron los análisis de conteo de uniones y SADIE para evaluar si los patrones espaciales detectados (ver PARTE II) se repiten en esta nueva experiencia. Todos estos análisis se realizaron para cada una de las dos grillas por separado.

RESULTADOS

El número de copitas usadas durante la experiencia y las diferencias entre las grillas fueron muy similares a los de la experiencia de verano realizada dos años antes, en especial considerando que el tiempo de oferta fue un 29% menor. La grilla J, la más usada en ambas ocasiones, tuvo un uso 26% menor (48/110) al de la experiencia anterior (59/100), y la grilla V, la menos usada, tuvo un uso más parecido entre experiencias (10% menor: 18/100 en 1998-99 vs. 22/110 en esta experiencia).

También se repitieron los patrones espaciales de remoción de semillas. Nuevamente las grillas mostraron los mismos resultados en relación a las distancias a los árboles altos: no hubo una preferencia estadísticamente significativa en la grilla J, la de mayor densidad de árboles (a árbol >3 m de altura: $P = 0.141$; a algarrobo >4 m de altura: $P = 0.351$), y sí una preferencia marcada por menores distancias a árboles altos en la V ($P = 0.001$ y $P = 0.005$, respectivamente; FIGURA 3.20b). Si se analiza a nivel del algarrobal, juntando las grillas (como en el primer análisis de la PARTE I), nuevamente la diferencia entre uso y disponibilidad es muy marcada ($P < 0.001$) hacia las menores distancias, repitiendo los resultados previos dados por la combinación del mayor uso de la grilla con menores distancias promedio y del uso sesgado en el mismo sentido en la grilla con mayores distancias promedio.

Los correlogramas basados en el análisis de conteo de uniones nuevamente indican una autocorrelación

espacial positiva de la remoción en la primera categoría de distancia (i.e., puntos vecinos), aunque los correlogramas son más parecidos a los de los otoño e invierno anteriores (mostrando un patrón no tan concentrado, o la inexistencia de un único tamaño de parche, como el encontrado en la primavera y verano previos; FIGURA 3.20a). En ambos casos esa autocorrelación positiva entre puntos vecinos, significativamente diferente a un modelo completamente aleatorizado, no lo es frente a lo esperado por un modelo heterogéneo basado en una mayor probabilidad de uso asociada a la periferia de los árboles altos (ver detalles de la construcción de este modelo en la PARTE II). Los SADIE también indicaron un agregamiento significativo en ambas grillas (J: $I_a = 1.41$, $P = 0.031$, V: $I_a = 1.40$, $P = 0.039$; FIGURA 3.20c). En la grilla V, esto se debió a que un sector de la grilla, el más alejado de los árboles, no fue usado (valores de agregamiento negativos asociados a mayores distancias a los árboles: FIGURA 3.20d).

Las grillas no resultaron diferentes en cuanto a su disponibilidad de sitios con diferente condición de insolación en las franjas horarias de la mañana y de la tarde (Pruebas de homogeneidad de tablas de contingencia de 3×2 , g.l. = 2: $\chi^2 = 1.553$, $P = 0.460$ y $\chi^2 = 1.481$, $P = 0.477$, respectivamente). En la franja del mediodía, la grilla J tuvo una disponibilidad mayor de micrositos a la sombra marginalmente significativa ($\chi^2 = 4.679$, $P = 0.096$). Sin embargo casi no hubo remoción de semillas en esa franja horaria: solo fueron usados 4 de los 220 dispositivos. En consecuencia, ese factor no podría explicar la diferencia en el uso relativo de las dos grillas. La exposición a las altas temperaturas durante el mediodía parece ser evitada en términos generales, reduciendo la actividad de búsqueda de alimento (o toda actividad), y no mediante la selección de sitios de alimentación a la sombra.

La mayor parte de las copitas usadas en la grilla J lo fueron durante la tarde (44/48), mientras que la mayor parte de las usadas en V lo fueron durante la mañana (19/22). Los micrositos usados durante la mañana no difirieron de lo esperado si se hubiesen distribuido al azar en relación a su condición de insolación (Prueba de bondad de ajuste, g.l. = 2: $\chi^2 = 1.430$, $P = 0.489$; analizando sólo la grilla V: $\chi^2 = 1.793$, g.l. = 2, $P = 0.408$). En cambio, el uso estuvo sesgado hacia los sitios con sombra durante la tarde ($\chi^2 = 13.375$, $P = 0.001$; analizando sólo la grilla J: $\chi^2 = 6.591$, g.l. = 2, $P = 0.037$), cuando la temperatura ambiente es más alta. Una interpretación alternativa de estos resultados es que las aves consumen preferentemente a la sombra en la grilla J pero no muestran preferencias en la grilla V. Si bien esta última alternativa no parece muy plausible (los patrones de relación con los árboles siempre fueron marcados en la grilla V), la interacción entre franja horaria y grilla y el bajo número de sitios usados en las otras condiciones no permiten distinguir claramente entre ambas explicaciones.

DISCUSIÓN

RESUMEN DE LOS RESULTADOS

En las cuatro partes de este capítulo se analizaron diferentes aspectos del uso de sitios de alimentación a partir de una técnica experimental de oferta de semillas a campo durante dos días en cada estación del año. Se ofreció solo una semilla por dispositivo para no alterar significativamente la disponibilidad natural de semillas y poder así estudiar el uso del espacio que las aves hacen normalmente. Las aves removieron más semillas en otoño e invierno que en primavera y verano.

En la PARTE I se exploró si existían variables estructurales-florísticas correlacionadas con un patrón selectivo de micrositios de alimentación (comparando micrositios usados con disponibles). En principio, las aves no restringen su uso de micrositios para buscar alimento en función de alguna de las principales características de la vegetación de los micrositios (i.e., no hay sitios seguros para las semillas). Aunque los micrositios usados no son menos variables que los disponibles en el ambiente, el uso fue mayor a lo esperado por azar, en todas las estaciones del año, en micrositios con menor cobertura (en particular, de arbustos y subarbustos) y sin mantillo sobre el suelo. Los resultados en función de otras características de los micrositios dependen de la escala del análisis: si la extensión del análisis es todo el algarrobal (i.e., considerando todos los micrositios donde se ofrecieron semillas) también hay una preferencia por sitios bajo cobertura de árboles en primavera y verano, pero si se estratifica por grilla o se reduce la extensión del análisis (para controlar por el uso diferencial de las grillas) se observa que el sesgo por la mayor cobertura de árboles refleja una selección por esa variable a una escala compatible con el tamaño de las grillas (i.e., dada por la posición de los sitios de oferta y no por las características de la vegetación de los micrositios) y no una selección a escala de micrositio. La estratificación por grilla, además, permitió distinguir más claramente la preferencia por micrositios sin cobertura de gramíneas.

Debido al efecto importante detectado a una escala mayor que la de micrositio, en la PARTE II se analizó el uso de los sitios de alimentación en función de su posición en el terreno (y ya no solo de las características estructurales-florísticas medidas a escala de micrositio). La remoción de semillas estuvo espacialmente correlacionada y agregada (en parches) en dos de las tres grillas, a pesar de que no lo están las características de los micrositios detectadas como importantes en la parte anterior. Esa asociación espacial de la remoción parece estar asociada con menores distancias a los árboles altos, el mismo factor que puede explicar la diferencia de uso entre las grillas. La remoción parece más concentrada (i.e., dejando algunas áreas sin uso)

en primavera y verano, aunque el agregamiento de los sitios de alimentación en cada grilla tiende a estar asociado positivamente entre las distintas estaciones del año (nunca estuvo disociado o fue complementario entre estaciones).

En la PARTE III se integraron los análisis que se habían planteado por separado en las partes anteriores. Por un lado, se consideraron simultáneamente ambos tipos de efecto (características estructurales-florísticas y distancias a los árboles altos) mediante el ajuste de modelos logísticos. Por otro, se integraron los resultados de las experiencias estacionales con la hipótesis de que los principales factores que afectan el uso del espacio para alimentarse permanecen relativamente constantes a lo largo del año a pesar de las variaciones espacio-temporales de las aves granívoras y de las semillas. El uso de los sitios de alimentación no fue independiente entre las cuatro experiencias debido a que ciertos sitios tienden a ser usados siempre y otros a no ser usados nunca, lo que indica que hay características que los hacen más o menos probables de ser visitados a lo largo de todo el año; esas características son las mismas que se identificaron en los análisis parciales. El ajuste de los modelos con ambos tipos de efecto es bastante pobre para cada experiencia individual, reforzando el resultado general de que no hay tipos de micrositio excluidos del consumo, pero es mucho mejor al intentar explicar la diferencia entre los sitios que recibieron el mismo uso en las cuatro experiencias (siempre usados o nunca usados). El resultado general es que ambos factores (vegetación en micrositios y distancias a árboles) tienen importancias diferentes de acuerdo a la grilla analizada: cuantos menos árboles tiene una grilla, es menos usada y las distancias a los árboles altos son más relevantes con respecto a las características de los micrositios. En la grilla con más árboles altos solo las características medidas en los micrositios afectan algo a la remoción, pero casi todos los sitios resultaron usados al menos una vez. En las otras dos grillas la remoción estuvo espacialmente agregada y ambos factores (distancias y estructura) aportaron información significativa para determinar la probabilidad de uso de un sitio de alimentación (los modelos lineales logísticos con ambos factores son notablemente bien ajustados para separar a los sitios de uso consistente), siendo las distancias más importantes en la grilla donde hay menos árboles.

Por último, en la PARTE IV se puso a prueba si la relación con los árboles está asociada a la termorregulación, repitiendo la experiencia en verano, dos años después, y separando el consumo por franjas horarias en las cuales la insolación de cada sitio de oferta de semillas fuese relativamente constante. Todos los pa-

trones espaciales y de uso relativo entre grillas se repitieron: la parcela con menos árboles fue menos usada y allí la remoción estuvo asociada a menores distancias a los árboles altos. Sin embargo, la cantidad de sitios según su condición de insolación no fue diferente entre grillas (i.e., no es el motivo de selección a esa escala) y casi no hubo remoción de semillas durante el mediodía, cuando la temperatura es más alta y las sombras están más cerca de los árboles (y cuando la termorregulación podría ser más relevante en la selección de sitios de alimentación). La remoción sí estuvo asociada a sitios con sombra por la tarde, en la grilla con más árboles (pero no por la mañana, en la grilla con mayores distancias a árboles altos).

REMOCIÓN DE SEMILLAS Y LA EVALUACIÓN DE LA GRANIVORÍA

El patrón de variación estacional del consumo de semillas por aves coincide con el observado en experiencias de oferta de semillas anteriores: es mayor durante otoño e invierno, disminuye en primavera y

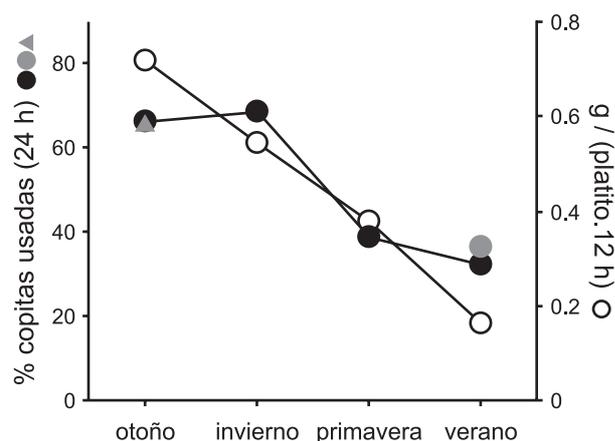


FIGURA 3.21. Comparación de los resultados de remoción de semillas por aves entre las experiencias de oferta de una única semilla en 220–300 dispositivos entre 1998 y 2001 (este trabajo) y las de oferta de semillas *ad libitum* en 25–50 sitios en 1994–95 (Lopez de Casenave & al. 1998). La especie de semilla ofrecida fue la misma (moha: *Setaria italica*). Los resultados de las experiencias principales se presentan con símbolos vacíos (oferta *ad libitum*) y llenos (oferta de una sola semilla). Los valores de este trabajo fueron llevados al mismo tiempo de oferta de semillas (24 h, cuando en realidad fluctuaron entre 21 y 29.5 h), algo explícito en la variable estimada por Lopez de Casenave & al. (1998). El círculo gris corresponde a la experiencia de oferta de semillas adicional reportada en la PARTE IV, y el triángulo gris a una experiencia piloto de sólo un día de duración realizada en otoño de 1998 (los valores fueron extrapolados a dos días de oferta, con fines comparativos, multiplicando el valor observado por el promedio de la relación encontrada entre el número total de dispositivos usados y el de aquellos usados en el primer día en las cuatro experiencias estacionales principales).

presenta su mínimo en verano. En este trabajo ese patrón general se repitió en cada una de las tres grillas (FIGURA 3.3). Es sorprendente la similitud en el patrón de variación estacional de la remoción estimado mediante la oferta de una cantidad *ad libitum* de semillas en 25–50 micrositos y midiendo la biomasa de semilla consumida (Lopez de Casenave & al. 1998) y el de este trabajo, estimado mediante la oferta de solo una semilla en cada copita y midiendo el número de micrositos usados (FIGURA 3.21). También son muy similares los resultados de una experiencia piloto de un día de oferta realizada el otoño previo a las experiencias reportadas en este trabajo y los de la experiencia para analizar el efecto de la sombra (PARTE IV). Las experiencias de este trabajo fueron realizadas 4 y 6 años después de las reportadas en Lopez de Casenave & al. 1998 (1994–95 vs. 1998–99 y verano 2000-01, respectivamente).

Uno de los problemas potenciales al intentar evaluar y comparar las tasas de granivoría obtenidas con la técnica de oferta de semillas entre distintos ambientes o regiones (ver Marone & al. 2000b) es el del sitio elegido para estimarlas. Como se mostró a lo largo de este capítulo, distintas parcelas dentro del algarrobal tienen un distinto nivel de uso por las aves. Los experimentos de remoción de semillas para estimar tasas de consumo reportados en Lopez de Casenave & al. (1998) se hicieron en la misma zona donde se estableció la grilla V de este trabajo, que resultó la de menor remoción por aves. Así, las tasas de consumo por aves registradas en aquel trabajo podrían ser una estimación conservativa, en particular en los micrositos que hayan estado alejados de los árboles. Otro problema es el de cómo separar el consumo de semillas por distintos taxa. En este trabajo se utilizó, se puso a prueba y se corroboró el supuesto de que los organismos que remueven semillas de esos dispositivos entre el amanecer y el atardecer son aves, un supuesto usado también por Lopez de Casenave & al. (1998). El registro de huellas sobre el suelo en la periferia de los sitios de oferta es muy simple y económico, y puede permitir poner a prueba el mismo supuesto en otros sitios de estudio o controlar la efectividad de las técnicas usadas para lograr el acceso diferencial de aves, roedores e insectos a las semillas ofrecidas (e.g., barreras físicas).

La importancia de las aves como granívoros para explotar recursos escasos, agotables y dispersos podría ser más importante que lo evaluado previamente con las técnicas de oferta *ad libitum*. Varios autores han sostenido (a menudo sin datos que lo apoyen, pero ver Folgarait & Sala 2002) que las aves son incapaces de encontrar o utilizar sitios de oferta *ad libitum* de semillas (Mares & Rosenzweig 1978, Morton 1985, Kerley 1991, Vásquez & al. 1995). Ese argumento no se sostuvo en esta experiencia, pues las aves encontraron rápidamente los sitios de oferta a pesar de que el estímulo era mínimo (solo una semilla por dispositivo, o 100 semillas extra en una superficie de más de 0.2 ha).

EL USO DE LOS MICROSITIOS EN RELACIÓN
A SUS CARACTERÍSTICAS: LA ABUNDANCIA DE
SEMILLAS EN EL SUELO

La interpretación de los componentes del PCA con las variables estructurales-florísticas medidas en los 300 micrositios “disponibles” es muy similar a la obtenida con medidas similares a la escala de micrositio en el CAPÍTULO 2. De la repetición de este resultado, así como de la consistencia entre los distintos análisis con diferentes opciones ensayados en cada uno de los capítulos (e.g., descripción florística multivariada con coberturas por especie o estructural con coberturas por grupos, perfiles de altura, variabilidad horizontal, cantidad y transformación de las variables, número de ejes retenidos y rotación de los ejes), se demuestra que el patrón de variabilidad estructural del algarrobal de Nacuñán a escala de micrositio es claro y consistente (por supuesto, para el tipo de variables que fueron medidas). Una segunda observación relevante es que los puntos ubicados cada 5 m en tres grillas separadas (este capítulo) producen una descripción del ambiente a escala de micrositio semejante a la obtenida con los puntos ubicados al azar en un área más extensa de algarrobal (CAPÍTULO 2), y que las principales características estructurales de los micrositios son prácticamente independientes a distancias de 5 m y mayores (i.e., no están espacialmente autocorrelacionadas). Debido a que las variables más importantes en los primeros componentes del PCA logran separar micrositios con las características usadas para categorizar microhábitats a priori en los estudios de banco de semillas del algarrobal (Marone & al. 2004), el patrón de uso de sitios de alimentación por las aves granívoras sobre esos ejes puede ser analizado en función de la abundancia y composición típicas del banco de semillas. En términos generales, la abundancia total de semillas está asociada durante todo el año a la cobertura de leñosas (ver CAPÍTULO 1) y a la presencia de mantillo sobre el suelo (como puede deducirse indirectamente de trabajos previos y se corrobora parcialmente en el CAPÍTULO 4), esto es, a los valores positivos en los primeros dos ejes del PCA. La abundancia de semillas de gramíneas (las preferidas y más consumidas) en el suelo es algo más variable temporalmente, pero está asociada con la cobertura de gramíneas y, secundariamente, de arbustos altos (i.e., valores positivos en los Ejes 1 y 3).

Siguiendo el razonamiento presentado en INTRODUCCIÓN de esta capítulo y, especialmente, en el CAPÍTULO 1, se espera que las aves granívoras elijan los sitios para alimentarse en función de la disponibilidad de semillas en el suelo (i.e., un efecto espacial “desde abajo”), ya que las claves para distinguir los micrositios de distinta condición son suficientemente groseras como para suponer con confianza que podrían ser distinguidas por las aves (y adquiridas evolutiva o comportamentalmente para guiar sus movimientos). Sin embargo, a escala de micrositio las aves no son muy

selectivas en función de la “información disponible” en la estructura de la vegetación acerca del banco de semillas: todos los tipos de micrositio son usados. Las aves no solo no hacen un uso restringido del espacio en función de la abundancia de semillas en el suelo sino que el uso observado de micrositios está sesgado de manera prácticamente opuesta a lo esperado. El patrón de remoción durante las cuatro estaciones del año estuvo sesgado, en forma no muy intensa pero persistente, hacia los micrositios sin arbustos, subarbustos ni mantillo. Las aves usaron más esos micrositios que lo esperado en función de su disponibilidad a escala del algarrobal y a escala de cada una de las grillas (i.e. eligieron esas características en general pero también entre micrositios cercanos en el terreno). Al controlar los efectos de la selección del espacio a escalas intermedias entre el algarrobal y el micrositio (ver abajo), también se observó que usaron menos de lo esperado los sitios con mayor cobertura de gramíneas. En términos generales, los resultados muestran que las aves granívoras tienden a explorar selectivamente (pero no exclusivamente) los micrositios con características asociadas a una menor abundancia de semillas en el suelo.

Las aves granívoras, entonces, no parecen estar usando la información de la abundancia total de semillas en el suelo para guiar sus movimientos de exploración a escala de micrositio. Esto puede deberse a que esos patrones de abundancia no son (o han sido) suficientemente “confiables” para generar respuestas estereotipadas en función de claves de la estructura de la vegetación o porque la respuesta en función de esa variable está restringida por otros factores más importantes (e.g., en las zonas sin mantillo es más fácil detectar y/o extraer semillas), o bien porque las aves pueden no ser capaces de evaluar la densidad de semillas en un micrositio o responder a esa evaluación. En el CAPÍTULO 4 se intentará distinguir entre esas posibilidades.

La relación entre el uso selectivo del espacio por las aves, al menos a escala de micrositio, y la abundancia de semillas en el suelo parece ser mejor interpretada si se considera al banco de semillas como una consecuencia (y no una causa) del consumo de las aves (i.e., un efecto espacial “desde arriba”). Las aves podrían estar concentrando su búsqueda de alimento en los micrositios sin cobertura leñosa durante la dispersión primaria de semillas debido a que es allí donde caen al suelo la mayoría de las semillas de gramíneas (Marone & al. 1998a) y, luego, porque en esos micrositios la abundancia de semillas de gramíneas se renovarían por dispersión secundaria (especialmente por viento). Marone & al. (2004) encontraron que la distribución de las semillas de gramíneas en el banco del suelo se hace más homogénea entre micrositios con el tiempo desde su dispersión, a partir de la mayor disminución en los sitios sin cobertura. Eso no puede explicarse por una simple redistribución física secundaria (la cantidad de semillas en el ambiente disminuye), ni la marcada disminución de semillas de gramíneas en las depresiones naturales del suelo en las zonas sin cobertura le-

ñosa. La influencia potencial de la granivoría por aves sobre el banco de semillas se volverá a analizar en el CAPÍTULO 5, al integrar los resultados de las distintas partes del trabajo.

EL USO DE LOS MICROSITIOS EN RELACIÓN A SU UBICACIÓN: LA INFLUENCIA DE LOS ÁRBOLES ALTOS

La primera evidencia de que el uso de los micrositos no es independiente de su ubicación en el terreno (i.e., considerando su relación espacial a una escala mayor) fue la diferencia en el nivel de remoción de semillas entre grillas, que se mantuvo en todas las estaciones y se repitió en una segunda experiencia dos años más tarde. Las tres grillas tenían características generales similares y los análisis de componentes principales mostraron que las variables que representan la mayoría de su variación interna a escala de micrositio son las mismas en cada grilla y en el conjunto de los micrositos. Pero si bien los rangos de características de los micrositos en cada grilla son semejantes, no lo es la proporción de micrositos de distintas características en cada área, por lo que el patrón de uso de micrositos analizado a escala de algarrobal podría estar afectado por el uso diferencial a escala de grilla. Si la causa del uso diferencial de las grillas fuera simplemente una consecuencia de la cantidad de micrositos de distintos tipos que las forman (i.e., sin involucrar un nivel diferente de selección del espacio), los patrones de uso de micrositos resultarían igualmente selectivos independientemente de la extensión espacial del análisis. Pero ese no fue el caso. La influencia del uso diferencial de las grillas se hace evidente al comparar los resultados para todo el algarrobal con los de dos análisis similares que intentan controlar el posible “efecto grilla”: (1) estimando el resultado esperado si no hubiese selección a escala de micrositio pero dando por hecho el consumo diferencial de cada grilla (i.e., estratificando por grilla en función de su nivel de uso observado), y (2) comparando el uso con la disponibilidad para cada grilla por separado (i.e., cambiando la extensión del análisis). La preferencia por micrositos con más cobertura de árboles en primavera y verano a escala del algarrobal está dada por un mayor uso de la grilla con más micrositos con árboles, dentro de la cual no hay evidencia de que las aves estén seleccionando micrositos con esas características. Por el contrario, la preferencia por micrositos con menor cobertura de gramíneas en al menos dos de las grillas no es evidente al juntar las grillas, pues ese patrón resulta más selectivo en la grilla donde hay más gramíneas; nuevamente, el uso a escala de grilla no parece estar en relación directa con las preferencias por determinados micrositos. En conclusión, las preferencias de micrositos en función de sus características estructurales-florísticas evaluadas a escala del algarrobal resultan de una combinación de efectos a varios niveles: algunas variables son preferidas o rechazadas en general y dentro de cada una de las grillas, mientras que otras resultan selecti-

vas a escala del algarrobal como un subproducto de la selección entre grillas.

La otra evidencia importante de la importancia de la ubicación de los sitios de alimentación fue que la remoción resultó espacialmente correlacionada y agregada (en parches) en al menos dos de las tres grillas. Nuevamente, no se trata de una consecuencia de la selección a escala de micrositio, pues las variables de estructura de los micrositos que parecen importantes según el análisis anterior no están autocorrelacionadas (su disposición espacial no difiere de lo esperado por azar: las principales características estructurales son prácticamente independientes a solo 5 m entre sí). En cambio, la distribución de los árboles altos, una variable que se correlaciona con la diferencia de uso entre grillas, genera una heterogeneidad intra-grillas compatible con la hipótesis de que es el principal determinante de la selección de sitios de alimentación a una escala mayor que la de micrositio.

La remoción de semillas podría presentar un cierto patrón de autocorrelación espacial si las aves tuvieran un área de actividad determinada (e.g., territorio) y el ambiente no estuviese saturado a esta escala (i.e., si quedaran sitios no usados entre áreas de actividad vecinas). Más allá de que la movilidad y variación de abundancia (particularmente entre estaciones) de las aves granívoras en este sitio no parece apoyar esta posibilidad (e.g., en otoño e invierno hay bandadas multiespecíficas que avanzan “en olas” alimentándose en el algarrobal; obs. pers.), lo que se observó es que los dos procesos espaciales, la remoción de semillas y la presencia de los árboles altos, coinciden. Cuando se construyó un modelo simple de un patrón heterogéneo dado por un efecto de primer orden basado en la distancia a árboles altos y se comparó con lo observado, la diferencia entre la remoción de semillas y lo esperado por el modelo dejó de ser significativa para las primeras categorías de distancia, lo que aporta evidencia en favor de que ese factor podría explicar el agregamiento de la remoción en los sitios a menos de 10 m de distancia. Además, la mayor distancia a los árboles altos siempre estuvo inversamente asociada a la remoción de semillas y a los patrones de agregamiento de la remoción en “parches”.

Esta selección de sitios de alimentación a menores distancias a árboles está de acuerdo con la selección a escala de mesotio (10 m de radio) detectada en el CAPÍTULO 2 (tanto para el consumo predispersivo como posdispersivo). Pero, además, está de acuerdo con la selección entre ambientes previamente registrada en esta misma área. Marone & al. (1997) reportaron abundancias de granívoros similares entre tipos de hábitats de Ñacuñán (algarrobal vs. jarillal) durante invierno, pero una selección a favor del algarrobal en primavera, lo que fue explicado por una mayor disponibilidad de sitios de nidificación (pero ver la respuesta variable de la abundancia de granívoros en Milesi & al. 2002). Sin embargo, la mayor remoción de semillas a menores distancias de árboles altos no puede ser

explicada por un modelo de alimentación a partir de un sitio central determinado por el sitio de nidificación, ya que la gran mayoría de los nidos de las aves granívoras no están ubicados en árboles altos sino en arbustos, en el suelo, o en árboles pequeños (Mezquida 2003, Mezquida & Marone 2003, Mezquida 2004). Dado que la presencia de árboles, incluyendo los altos, es la principal diferencia estructural entre el algarrobal y el jarillal, los resultados de Marone & al. (1997) podrían ser la extensión a mayor escala de los resultados aquí presentados, sin involucrar un nivel de selección diferente, particularmente si la tendencia a no usar los sitios alejados de los árboles altos es efectivamente más marcada en primavera-verano (la remoción parece algo más concentrada, dejando áreas sin uso, en esa época).

Estas diferencias en el uso del espacio por las aves granívoras a escalas mayores a la de micrositio (entre grillas, distancias a los árboles altos) no eran esperadas en función de la abundancia de alimento. No contamos con evidencia de que la cantidad de semillas difiera a distintas distancias de los árboles altos en el algarrobal (más allá de debajo del dosel, como ya fue mencionado). En trabajos previos no se obtuvieron correlaciones entre las abundancias de semillas de gramíneas y de aves granívoras a una escala algo mayor (parcelas de 200 × 100 m) dentro del algarrobal (Lopez de Casenave & al., datos no publicados). Tampoco difiere significativamente entre ambientes cercanos con distinto tipo de vegetación (algarrobal y jarillal: Marone & al. 1997, Marone & al. 2004), una de cuyas diferencias más notables es la abundancia de árboles.

¿Pero cuál es la causa de que las aves se alimenten en áreas cercanas a los árboles altos? Una posibilidad, puesta a prueba en este trabajo, es que se trata de un problema de termorregulación: la remoción de semillas estuvo asociada a los micrositios con sombra durante la tarde, en verano, cuando la temperatura ambiente es más alta, pero no durante la mañana. Sin embargo, estos resultados no son concluyentes y deberían ser confirmados con experiencias adicionales, ya que desafortunadamente se limitan básicamente a lo que ocurre en una sola grilla. Más aún, cuando las diferencias de insolación entre micrositios podrían ser más relevantes, cerca del mediodía en verano, las aves casi no removieron semillas. El patrón de uso en función de la distancia a los árboles podría estar relacionado con el riesgo de predación, o al menos con la percepción del riesgo de predación, como se ha interpretado en varios trabajos con aves granívoras (e.g., Schneider 1984, Lima & al. 1987, Schluter 1988, Watts 1991). La conducta de escape hacia los árboles se observa frecuentemente a campo (obs. pers.). La mayor o menor concentración estacional del patrón de uso podría explicarse por una percepción de riesgo cambiante (Watts 1991, Suhonen 1993), como por ejemplo una menor abundancia de predadores en invierno, o por la variación estacional de la composición del gremio granívoro si ocurriese una mayor proporción en invierno de individuos que usan las zonas más alejadas de los árbo-

les (e.g., mayor abundancia relativa de *Zonotrichia* en otoño-invierno: Lopez de Casenave 2001). Otra posible causa de la asociación con los árboles altos, explorada recientemente en este mismo sitio y vinculada con la anterior, es que las aves estén usando los árboles como sitios de despliegue y de vigilancia de sus territorios. Esto también podría explicar las diferencias entre los patrones de la época estival e invernal si la actividad de despliegue y defensa territorial fuese más relevante en primavera y verano. Resultados preliminares muestran que algunas especies granívoras utilizan preferentemente las estructuras altas como sitios de despliegue territorial, en particular a los algarrobos (M.C. Sagario, datos no publicados). La variación estacional en la relación con los árboles altos también podría deberse a cambios en las causas o consecuencias de las relaciones competitivas entre o dentro de las especies que se reflejan en su uso del espacio (Davis 1973).

DE LOS PATRONES AL PROCESO: INTEGRACIÓN DE LOS EFECTOS A DISTINTAS ESCALAS

Larson & Bock (1986) presentan un modelo para explicar la asociación de variables estructurales con la presencia de aves a varias escalas, en el cual definieron la adecuación del hábitat (*habitat suitability*) en tres rangos de "calidad" creciente: aquellos sitios donde las aves no están presentes, aquellos donde están presentes pero dentro del cual son selectivas, y aquellos donde están presentes y no son selectivas, ya que no elegir (i.e., usar al azar) es suficientemente adecuado. Si la variabilidad incluida en el área de estudio es baja, las aves pueden estar usando los sitios efectivamente al azar (Orians & Wittenberger 1991). Un planteo similar fue usado por Wiens (1985b), Rudolph & Conner (1991) y Zwicker & Walters (1999). Lo que no queda claro es si esta variación entre parcelas refleja un cambio de prioridades o selectividad de las aves, o es una limitación técnica al tratar de inferir un proceso a partir de un patrón cuando la escala relevante es desconocida.

En este trabajo no se esperaban áreas (e.g., grillas) en donde las aves granívoras no estuvieran presentes, ya que hay suficiente evidencia de que todo el algarrobal sería suficientemente adecuado. Pero las tres grillas donde se realizó la experiencia podrían corresponder a las últimas dos categorías de Larson & Bock (1986). La grilla J parece ser aquella donde no hay selección de los sitios de alimentación (o bien la remoción es azarosa): la importancia de las variables de distancia a los árboles es nula y las de las características internas de los micrositios es poco importante, con la única excepción de un pequeño sesgo hacia la menor cobertura del micrositio (el primer componente del PCA). En esa grilla todos los micrositios estarían en condiciones de ser usados (solo 4 de los 100 micrositios no fueron usados nunca). Por el contrario, las grillas F y V serían de menor "calidad" general como sitios de alimentación, y en ambas aparecen factores que afec-

tan el patrón espacial de remoción de semillas. En esas áreas habría “motivos para seleccionar” pues alimentarse en cualquier sitio no sería equivalente. En la grilla F tanto las variables de estructura como de distancia resultaron importantes para explicar la remoción de semillas, mientras que en V las de distancia a los árboles tuvieron aún mayor importancia

En términos del diseño del experimento se podría concluir una relación jerárquica en la que las variables de distancia a los árboles determinan un primer grado de “calidad” de las grillas y de la ubicación del micrositio intra-grilla, y la estructura de la vegetación del micrositio determina un segundo grado de “calidad”. Pero debido a la consistencia de los resultados explorados a distintas escalas y con distintos supuestos, es posible pensar que la escala de grilla es en este caso sólo un constreñimiento de este diseño experimental (dado que no hay ninguna “entidad real” del tamaño y localización de la grilla ni sus límites tienen alguna particularidad notable) que puede abandonarse para lograr una explicación más simple. Los mismos resultados pueden explicarse si la ubicación de un sitio de alimentación respecto a los árboles altos es un primer factor que determina cuáles son usables (o cuáles son explorables) y luego la estructura de cada micrositio determina cuáles son los elegidos (o los más frecuentemente explorados) entre los usables. En términos de los movimientos de las aves, éstas se moverían alrededor de árboles altos y, preferentemente, usarían los micrositos descubiertos allí disponibles. Esta descripción del uso del espacio de las aves para alimentarse involucrando dos niveles de selección no solo es más simple, sino que además es consistente con los resultados obtenidos en el CAPÍTULO 2 (con un análisis menos potente), donde se observó una preferencia clara a escala de mesosito, pero no a escala de micrositio para el consumo posdispersivo (todos los micrositos podían ser usados siempre que estuviesen en mesositos aptos). Schluter (1988) también encontró que la mayoría de las especies de un ensamble de aves granívoras en Kenya tomaban semillas del suelo en micrositos (1 m^2) con baja cobertura a nivel del suelo y cerca de cobertura leñosa de más de 2 m de altura.

El nivel de remoción observado en cada grilla es un reflejo de cuántos de sus micrositos son “explorados”, lo que está determinado por las distancias a los árboles altos, y es simplemente una consecuencia de la elección más o menos azarosa de dónde instalar cada una de las grillas. Las grillas en donde hay diferencias entre distintas áreas (micrositos suficientemente cerca y suficientemente lejos de los árboles) son aquellas donde se observa un patrón espacial autocorrelacionado y agregado, y donde las variables “de ubicación” son importantes para explicar la remoción de semillas (grillas V y F, en ese orden). En cambio, donde todos los micrositos son “usables” según el primer criterio (la grilla J), esas variables son irrelevantes para explicar la diferencia entre sitios usados y no usados. Lo mismo sucede con las preferencias relacionadas con la

estructura del micrositio: la preferencia por micrositos con menor cobertura de gramíneas solo es evidente analizando la grilla donde hay suficiente cantidad de micrositos con alta y con baja cobertura de gramíneas. No sería el proceso de selección por las aves lo que cambia en función del área en que se encuentren, sino que solo en áreas suficientemente heterogéneas las consecuencias (preferencias) resultan evidentes. La diferencia entre estaciones (básicamente un patrón algo más agregado en primavera-verano dejando algunas áreas sin usar) también puede deberse a un cambio en el grado de selectividad (e.g., disminución de la importancia de constreñimientos, mayor uso de parches subóptimos por menor abundancia de semillas o por interacciones negativas densodependientes) o podría estar dado simplemente por un efecto numérico sobre el patrón (que resultaría más o menos selectivo) sin un cambio en el proceso de selección: cuando hay más aves granívoras y más remoción de semillas, desaparece la evidencia de las preferencias espaciales porque los “grupos” tienden a juntarse y hacerse indistinguibles. Como en cualquier estudio de la selectividad de los patrones de uso, la clave está en la definición de la disponibilidad, que no es una entidad real sino una herramienta para contestar una pregunta (ver CAPÍTULOS 1 y 5).

Esta consideración jerárquica de la selección del espacio de alimentación podría exigir la modificación del criterio de disponibilidad a la escala menor una vez que se detectó un patrón selectivo a una escala mayor: elegir sitios al azar en todo el ambiente podría ya no ser una medida adecuada de las opciones de las aves. Por ejemplo, Repasky & Schluter (1996) estiman nuevamente la disponibilidad de alimento una vez que encuentran que las aves se alimentan solo hasta cierta distancia de la cobertura, para así establecer una predicción conjunta alimento-riesgo de predación. La nueva medida de disponibilidad debería tener en cuenta las proporciones en las áreas “aptas” según las restricciones del nivel de selección jerárquicamente superior. La consideración de la escala de grilla como relevante afecta las conclusiones de preferencias de micrositos, como se hace evidente al cambiar la extensión del análisis (ver arriba). Sin embargo, las preferencias observadas a escala de micrositio son relativamente independientes de la selección a una escala mayor si ésta está dada por la distancia a los árboles altos, debido a que no hay una autocorrelación espacial significativa de las características de la cobertura de la vegetación a escala de micrositio (los micrositos ubicados a solo 5 m resultan independientes de acuerdo a las principales características de su vegetación) ni hay una correlación entre la distancia a los árboles altos y esas mismas características (excepto por la relación trivial de que los micrositos con cobertura arbórea siempre están cerca de árboles). En definitiva, los sesgos mencionados a escala de micrositio son válidos aún luego de reconocer el proceso selectivo ligado a los árboles altos, que tiene asociada una escala espacial mayor.

Es importante remarcar que esta explicación conjunta del uso del espacio está basada en patrones estadísticos que pueden distinguirse solo después de acumular evidencias de varios análisis parcialmente consistentes. El primer resultado general es que en cada período de dos días de oferta no hay características de la estructura de la vegetación de los microsítios que impliquen que no pueden ser utilizados. Como se vio en la PARTE I, hay suficiente evidencia de que las aves tienen preferencias por las características estructurales de sus sitios de alimentación respecto de los disponibles al evaluar la media (o mediana) de sus distribuciones, pero no la hay de que reduzcan de la misma manera la variabilidad. Como se preveía, dadas las características de los datos (e.g., evaluación de selección a escalas pequeñas donde todos los sitios son accesibles y potencialmente usables), el ajuste de los modelos lineales que se basan tanto en la evidencia de remoción como en la de no-remoción durante experiencias breves es pobre (i.e., tienen mucho “ruido”, probablemente por una alta incidencia de falsos-negativos), pero mejora notablemente al integrarlas y eliminar del análisis los sitios que fueron usados solo en algunas de las experiencias estacionales. Así, los modelos basados en ambos tipos de factores (distancias a los árboles altos y características estructurales a escala de microsítio) son muy adecuados si se trata de explicar la diferencia entre los microsítios de comportamiento consistente a lo largo de varias experiencias, separando los sitios no usados nunca de aquellos que fueron usados siempre. Es recién aquí que aparece la posibilidad de que existan ciertos sitios que las aves no usarían frecuentemente para alimentarse (o que serían visitados muy ocasionalmente), y que, por lo tanto, podrían proveer una mayor probabilidad de “supervivencia” a las semillas allí ubicadas. Esos sitios estarían caracterizados por estar alejados de los árboles altos y por tener cobertura relativamente densa cerca del suelo. Aun no contamos con información acerca de la variación en la abundancia de semillas en el banco de suelo (e.g., la diferencia entre la cantidad de semillas antes y después de la época de mayor consumo por granívoros) bajo estas condiciones simultáneas (i.e., como varía la abundancia de semillas con la estructura de la vegetación del microsítio a diferentes distancias de árboles altos).

RECAUDOS ACERCA DE LA EVIDENCIA EXPERIMENTAL

Para interpretar esta experiencia en función del posible efecto “desde abajo”, por el cual las aves usarían los microsítios en función de su abundancia de semillas, se está suponiendo que una mayor abundancia de semillas en el microsítio se corresponde con un mayor uso del microsítio y eso se refleja en una mayor probabilidad de remoción de la semilla ofrecida. Sin embargo, para un cierto nivel o intensidad de uso, la abundancia de semillas periféricas podría disminuir (y no aumentar) la probabilidad de remoción de la semi-

lla ofrecida. Por ejemplo, si los individuos extrajeran solo una cierta cantidad máxima de semillas de un sitio (o permanecieran una cierta cantidad máxima de tiempo), la oferta (natural) de una gran cantidad de semillas alrededor de la ofrecida, que podría favorecer el uso del microsítio, disminuiría la probabilidad de registrar ese uso pues la semilla focal tendría menos probabilidades de ser removida (por “dilución”). Algo parecido podría ocurrir si la semilla ofrecida fuese menos atractiva que las circundantes: su probabilidad de remoción sería menor si la calidad o abundancia de las que la rodean es mayor. En este caso, sin embargo hay una serie de evidencias para apoyar el supuesto de que la probabilidad de remoción de la semilla ofrecida está en relación directa (y no inversa) con el uso del microsítio, e incluso para suponer que la semilla siempre fue removida cuando el microsítio fue explorado. En la experiencia de registro de huellas nunca se encontraron huellas de ave alrededor de aquellos dispositivos en que la semilla no había sido removida (TABLA 3.1). En experiencias preliminares las aves casi siempre removieron todas las (diez) semillas ofrecidas por copita cuando el parche fue usado, con los mismos resultados que cuando se ofreció solo una por copita, sugiriendo que toman todas las semillas accesibles en un parche pequeño. Además, la semilla ofrecida en estas experiencias es fácilmente accesible y de muy buena calidad relativa (e.g., relación energía/tiempo de procesamiento): ha sido reiteradamente observado a campo y en laboratorio que las aves remueven una gran cantidad de estas semillas en sitios de oferta concentrada, y que la especie de semilla ofrecida es fuertemente preferida (Lopez de Casenave & al. 1998).

Es muy probable que en este caso, a diferencia de las experiencias de oferta de una cantidad grande de semillas, las aves no estén siendo atraídas a los sitios de oferta. Esto responde mejor a la pregunta acerca de los sitios de alimentación que las aves usan normalmente, y no tanto a aquella acerca de cuáles sitios son capaces de usar si se presenta un recurso extraordinario (como es el caso de las experiencias para estimar tasas de granivoría con alimento *ad libitum*, donde los animales resultan cebados). Si bien se tomaron recaudos para minimizar la posibilidad de que los dispositivos resultaran llamativos y atractivos para las aves, adhiriendo suelo a las copitas para camuflarlas, realizando una oferta de semillas mínima y haciendo experiencias breves y separadas en el tiempo, esto no puede ser descartado totalmente. Si las copitas resultasen atractivas, podría ser que las descubrieran con mayor facilidad desde perchas elevadas y en microsítios con poca cobertura, lo que también podría explicar los sesgos observados en los patrones de remoción. Se supone, de todas maneras, que lo mismo harían frecuentemente para detectar semillas en el suelo o en las panojas de las gramíneas, por lo que el resultado no sería artificial sino que, en todo caso, estaría enfatizando el componente de detección a distancia. No es esperable que las aves hayan aprendido a buscar las

copitas por asociación con la recompensa, ya que ésta es muy pobre como refuerzo en relación a la disponibilidad de semillas en su entorno, y las experiencias fueron muy breves y espaciadas: dos días de oferta en los cuales se ofrecieron no más de 2 g/ha de semilla (cuando en invierno de 1998 hubo en promedio casi 1 g/m² en el algarrobal, solo de semillas de gramíneas), separados por tres meses entre sí. Además, la respuesta de las aves fue inmediata (en menos de 12 h de oferta), no varió de manera relevante entre el primer y segundo día de oferta en cada experiencia ni aumentó siempre entre estaciones (disminuyó en forma marcada entre invierno y la primavera y el verano consecutivos).

Por último, una complicación potencial en la interpretación de la selección de sitios de alimentación a escala de micrositio en función de la abundancia de semillas es la existencia de las depresiones naturales. Las depresiones naturales son zonas pequeñas (generalmente de menos de 200 cm²) en áreas sin cobertura leñosa, que acumulan gran cantidad de semillas por redispersión secundaria (por viento) en otoño e invierno

no y también pierden gran cantidad (presuntamente por predación) hacia la primavera y verano (Marone & al. 2004). La presencia de estas zonas involucra una heterogeneidad importante para las semillas de gramíneas, a una escala aún inferior a la utilizada aquí (pequeñas zonas dentro de los micrositos). La estructura de la vegetación no es capaz de revelar la presencia de estas depresiones, ni se registró si estaban presentes o no (ni cuántas semillas tenían) en los micrositos donde se ofrecieron semillas o donde se observó a las aves alimentarse. Es muy probable (por observaciones no sistemáticas) que no hubiera depresiones naturales ricas en semillas de gramíneas en las inmediaciones de la gran mayoría de los dispositivos ubicados en micrositos sin vegetación, de manera que los resultados no se hubiesen alterado significativamente de haber sido registradas. De todas maneras, es importante tener en cuenta la existencia y potencial importancia de estas zonas al intentar explicar por qué no es insólito que las aves granívoras no sean muy selectivas espacialmente a escala de micrositio (ver CAPÍTULO 5).

MECANISMOS DE SELECCIÓN DE MICROSITIOS DE ALIMENTACIÓN: EXPERIMENTOS EN AVIARIOS

INTRODUCCIÓN

Los patrones de disposición de las aves en el ambiente son una consecuencia de decisiones individuales. El estudio del comportamiento, en particular el que involucra la alimentación, es fundamental para analizar y entender los patrones y procesos poblacionales y comunitarios (Orians 2000). Un gran número de factores puede influir sobre las decisiones que toma un individuo para seleccionar un área en la que alimentarse. A escalas pequeñas (usualmente llamadas de microhábitat o de parche), en los ambientes áridos estos factores estarían relacionados con el alimento (disponibilidad y eficiencia de consumo), el microclima y la vulnerabilidad ante los predadores (Wiens 1985b, Repasky & Schluter 1996, Meyer & Valone 1999). Los microhábitats, sin embargo, no necesariamente son unidades discretas, sino que pueden formar un continuo generalmente identificado, o correlacionado, con la cobertura de la vegetación (Brown 1989). En el algarrobal, principal ambiente de la Reserva de la Biosfera de Nacuñán (ver CAPÍTULO 1), la mayor parte de la heterogeneidad florística y estructural entre micrositios está relacionada con la presencia o ausencia de cobertura de arbustos y árboles (ver CAPÍTULOS 2 y 3).

Uno de los principales factores involucrados en la selección de sitios de alimentación por los granívoros debería ser la disponibilidad de semillas. La distribución de las semillas en el suelo de los desiertos es sumamente heterogénea, tanto espacial como temporalmente (Reichman 1984, Allesio-Leck & al. 1989), y los granívoros podrían estar restringidos en su selección de sitios de alimentación debido a estas variaciones en la disponibilidad de su recurso alimenticio (Wiens 1991, pero véase Repasky & Schluter 1994). Como se explicó en el CAPÍTULO 1, en el algarrobal del desierto del Monte la disponibilidad de semillas también es heterogénea. La abundancia de las semillas es máxima en otoño-invierno y decrece notablemente durante primavera-verano. La abundancia de las semillas de hierbas dicotiledóneas es siempre mayor debajo de los árboles y arbustos, pero la de las gramíneas (las semillas preferidas por los emberízidos granívoros;

Cueto & al. 1997, en prensa) disminuye en forma más acentuada en los microhábitats expuestos que en aquellos protegidos por el dosel de árboles y arbustos (Marone & Horno 1997, Marone & al. 2004).

Otra diferencia importante entre los sitios ubicados bajo cobertura y los espacios abiertos es la superficie o sustrato de alimentación (Brown 1989). En el algarrobal de Nacuñán, la presencia de mantillo está correlacionada con la cobertura de árboles y arbustos (ver CAPÍTULOS 2 y 3), y debajo de los algarrobos esta capa de restos vegetales puede alcanzar varios milímetros de espesor. Las semillas que llegan hasta zonas con mantillo no son removidas de allí con facilidad por el viento y el agua por lo que eso suele finalizar su dispersión (quedan “atrapadas”); en consecuencia, la abundancia total de semillas en el banco del suelo es mayor. Pero, al mismo tiempo, las semillas desaparecen de la superficie con mayor facilidad por acción de la gravedad, y son más difíciles de ver y capturar que en el suelo expuesto por el menor contraste con el sustrato. De esta manera, la presencia de mantillo podría ser usada por las aves como una clave para elegir los sitios con mayor abundancia de semillas (i.e., resultar atractivo), o bien dificultar la detección, búsqueda y el acceso a las semillas (Getty & Pulliam 1993, Repasky & Schluter 1994, Nystrand & Granström 1997, Whalen & Watts 2000, Whittingham & Markland 2002, Cueto & al., datos no publicados) afectando la eficiencia de alimentación y/o la disponibilidad real de semillas (i.e., resultar rechazado).

La vegetación también genera heterogeneidad en las variables microclimáticas. La diferencia de temperatura a nivel del suelo entre sitios cubiertos y expuestos en los ambientes áridos puede ser muy grande y afectar la selección de micrositios por aves pequeñas (Wiens 1985b, Walsberg 1993, Wolf & Walsberg 1996, Wolf 2000). Esta diferencia de temperatura varía diaria y estacionalmente. Por ejemplo, durante un mediodía típico de verano en Nacuñán, cuando esta diferencia es máxima, la temperatura del suelo en las zonas expuestas es 15–20 °C mayor que en las zonas cubiertas, que tienen una temperatura similar a la del aire (Lopez de Casenave & Milesi, datos no publicados). En tales condiciones, es esperable que las aves peque-

ñas eviten las temperaturas altas (>35-40 °C) y la insolación directa de los microsítios sin cobertura para reducir su tasa metabólica y, especialmente, la pérdida de agua corporal por evaporación (Wolf & Walsberg 1996, Wolf 2000). Lopez de Casenave & al. (1998) encontraron que las aves removieron más semillas ofrecidas en los microsítios bajo cobertura arbórea que en los expuestos en verano, pero no encontraron diferencias en invierno. En este trabajo de tesis, en cambio, no se encontró un uso selectivo a escala de microsítio con una técnica de observación de los individuos a campo (CAPÍTULO 2) e incluso se encontró una tendencia a usar los microsítios descubiertos más que lo esperado por azar al ofrecer semillas, tanto en invierno como en verano (CAPÍTULO 3). La diferencia en los resultados obtenidos sería explicable si hubiera una restricción por permanecer bajo insolación directa durante parte del día (las horas de más calor) en el verano (e.g., Wolf & al. 1996) pero eso no fuera relevante durante el invierno (e.g., DeWoskin 1980). En el capítulo anterior (PARTE IV del CAPÍTULO 3) se obtuvieron evidencias parciales de esto.

La percepción del riesgo de predación, que en aves (e.g., Grubb & Greenwald 1982, Schluter 1988, Lima 1990, Watts 1991, Suhonen 1993, Whittingham & Evans 2004, Carrascal & Alonso 2006) y roedores (e.g., Hay & Fuller 1981, Kotler 1984, Kotler & al. 1993, Morris & Davidson 2000) se asocia frecuentemente a la presencia de vegetación, también puede condicionar la selección de microsítios durante la alimentación. Sin embargo, no es sencillo predecir un patrón de selección a partir de la percepción del riesgo de predación, ya que esto incluye la probabilidad de ser atacado, la probabilidad de detectar el ataque y la probabilidad de escapar cuando es detectado (Repasky 1996, Lank & Ydenberg 2003), probabilidades que no necesariamente actúan en el mismo sentido en relación con la cobertura de la vegetación. La vegetación puede, al mismo tiempo, brindar protección y dificultar la detección de los predadores (Lazarus & Symonds 1992). La importancia de todos estos factores puede ser diferente para distintas especies, en parte debido a las diferentes estrategias de búsqueda y ataque de los predadores como a las de detección y escape de las presas, y por lo tanto la asociación de la “protección” con la cobertura vegetal puede cambiar (Pulliam & Mills 1977, Lima 1990, Fernández-Juricic & al. 2002, 2004, pero ver Repasky & Schluter 1994 y Carrascal & Alonso 2006). En el desierto del Monte, distintas especies de aves granívoras parecen tener diferentes “predilecciones” por los sitios alejados de la cobertura leñosa (CAPÍTULO 2; obs. pers.) y distintas respuestas a modificaciones importantes de la cobertura de la vegetación (Marone 1990, Milesi & al. 2002). Una de las hipótesis más fuertes acerca de la evitación de sitios alejados de los árboles altos observada en los capítulos anteriores está en relación con los movimientos de vigilancia y de “escape” hacia estructuras elevadas, relacionado con la percepción del riesgo de predación (ver DISCUSIÓN en CAPÍTULO 3).

El proceso por el cual se adquiere la capacidad de usar claves ambientales para guiar la selección de sitios de alimentación puede tener componentes evolutivos y comportamentales (ver CAPÍTULO 1). En cualquier caso, el éxito del uso de claves necesita, primero, de una cierta correlación “confiable” en el ambiente, de manera que la selección de sitios por esa causa próxima (la “clave”) sea efectiva para alcanzar la causa última (e.g., una mayor eficiencia en la obtención de alimento). Resulta difícil en situaciones naturales poder distinguir si lo que los animales usan para decidir dónde alimentarse es una clave o la evaluación del recurso en sí. Por otra parte, distinguir entre las diferentes claves como causa de un patrón selectivo o reconocer su importancia relativa suele ser difícil, debido a que pueden estar correlacionados, interactuar y variar temporalmente. Por ejemplo, las aves podrían elegir los sitios con mantillo, que usualmente contienen más semillas, tanto por evaluación de la cantidad de semillas en sí como por la presencia del mantillo actuando como una “clave”. O podrían elegir a la cobertura leñosa como clave, correlacionada con la abundancia de mantillo y de semillas, y dar patrones de uso del espacio similares. Lo mismo sucede con el riesgo de predación, ya que seguramente no es el riesgo en sí lo que se evalúa usualmente (e.g., la probabilidad de éxito del ataque de un predador dada su presencia) sino claves que permitirían presumir a un sitio como más o menos seguro. Si bien los efectos de estos factores en el sistema deben entenderse en forma simultánea, una aproximación a los mecanismos que provocan la selección de sitios de alimentación necesita considerar los factores individuales condicionantes o evaluar su importancia relativa. Los estudios correlacionales vegetación-aves tienen una serie de limitaciones que no se superan con un mayor grado de detalle (Sherry & Holmes 1985, Shugart & Urban 1986) sino que es necesario cambiar el enfoque. Es en esta etapa donde debe recurrirse a condiciones controladas, naturales o artificiales, que permitan reconocer cuáles son los mecanismos que están en juego y, entonces, evaluar su relación con los patrones encontrados.

En los capítulos anteriores de este trabajo de tesis se obtuvieron patrones de uso de microsítios de alimentación medidos a nivel gremial para las aves granívoras posdispersivas (CAPÍTULO 3) o poblacional para las especies más importantes (CAPÍTULO 2). A pesar de la dificultad de inferir procesos a partir de patrones, los resultados presentados muestran que la abundancia de semillas en el suelo no es un factor excluyente que restrinja el uso de sitios de alimentación de las aves granívoras a una o unas pocas opciones. Los patrones encontrados se pueden asociar a más de uno de los factores causales o mecanismos mencionados, debido a que suele haber correlaciones entre ellos. Una lista no exhaustiva de explicaciones por las cuales las aves granívoras no parecen estar usando la información de la abundancia del banco de semillas para guiar sus movimientos de exploración o explotación a escala de

micrositio incluye (1) que los patrones de abundancia de semillas no son (o han sido en el pasado) suficientemente “confiables” para generar respuestas estereotipadas en función de claves de la estructura de la vegetación, (2) que las aves no son capaces de evaluar la densidad de semillas en un micrositio o responder a esa evaluación, (3) que la respuesta en función de esa variable está restringida por otros factores más importantes, y (4) que ese sí sea el mecanismo pero que la detección de los patrones en el campo es muy difícil debido a factores interactuantes poco correlacionados, cambiantes o actuando a escalas diferentes (como los que se discutieron en los capítulos anteriores). Dado que la selección del espacio o de los recursos es un proceso basado en decisiones individuales que produce los patrones de uso del espacio que nos son accesibles, en esta etapa de la tesis se intentan buscar los mecanismos que estén actuando a escala individual y que puedan explicar los patrones ya encontrados. En este capítulo se intentará definir de manera más controlada si las aves eligen los micrositos de alimentación en función de las semillas allí disponibles o si hay otros factores más importantes a esa misma escala que condicionen su uso del espacio y, en cualquier caso, si esa elección es más o menos estereotipada a través del uso de claves o lo hacen evaluando el recurso en sí (e.g., a través de la tasa de encuentro de semillas). Este análisis permite descartar hipótesis simples, puede ayudar a asignar mayor o menor probabilidad a las restantes y puede sugerir la plausibilidad de hipótesis más complejas (e.g., Repasky & Schluter 1994).

Para detectar los factores que actúan sobre la selección de sitios de alimentación a escala de micrositio se plantearon un conjunto de experiencias seminaturales o semicontroladas, sucesivas, en un aviario móvil colocado en el algarrobal. En el primer experimento se



FIGURA 4.1. El aviario usado para estudiar las preferencias por micrositos de las aves granívoras. Dentro del aviario se ve la caja desde la que se liberó a las aves y afuera el telón desde atrás del cual se filmaban las experiencias (había otro telón igual del lado opuesto del aviario). La fotografía corresponde a una experiencia con el diseño del Experimento 2.

estudió el patrón de selección de sitios de alimentación restringiendo la posibilidad de elección de los individuos a opciones naturales y frecuentes, de características conocidas. Esto es, se utilizó una experiencia de campo para poner a prueba hipótesis alternativas contrastantes (Martin & Bateson 1986) que tuvieran como explicación principal a cada uno de los factores presuntamente importantes en el uso de micrositos de alimentación por las aves granívoras. El diseño experimental involucró una serie de criterios y medidas para tratar de maximizar el realismo (de manera de hacer compatibles los resultados con los obtenidos previamente a campo) y el control (de manera de poder identificar mecanismos) simultáneamente (ver DISCUSIÓN). Mediante el estudio de la respuesta de los individuos a esas condiciones fue posible restringir el número de mecanismos posibles a poner a prueba en la etapa siguiente (Underwood 1991), que constituye una “iteración” en el proceso de detectar el/los mecanismo/s relevante/s (Mentis 1988). En esas etapas posteriores se propusieron nuevos contrastes dentro del aviario para desacoplar factores que pudieran estar actuando simultáneamente o para confirmar las interpretaciones derivadas de los resultados de esas etapas previas. Por último, se discute la consistencia de estos resultados experimentales con las explicaciones generadas para los patrones obtenidos en los capítulos anteriores.

DISEÑO GENERAL DE LOS EXPERIMENTOS

Los patrones y mecanismos de selección de micrositos de alimentación se estudiaron en un sistema semi-controlado, a partir de la evaluación del comportamiento de individuos aislados temporariamente en aviarios, colocados junto a un algarrobo en el campo¹. El aviario, de 2 m de largo, 1 m de ancho y 1 m de altura, fue construido con paneles modulares de madera y alambre fino (tipo gallinero), de manera que fuera fácilmente movable (FIGURA 4.1). Se utilizaron individuos de *Zonotrichia capensis* (Chingolo), la especie de ave granívora terrícola más abundante en Ñacuñán y que muestra un consumo de semillas netamente posdispersivo (i.e., desde el suelo; ver CAPÍTULO 2). También es la especie granívora con la dieta más variada (Marone & al. 1998b, Lopez de Casenave 2001). Esta especie es capaz de desenterrar semillas ubicadas a unos pocos centímetros de profundidad, particularmente en zonas cubiertas con mantillo, removiendo el sustrato mediante un movimiento rápido de sus dos patas en forma simultánea, técnica que se conoce como rascado doble o bilateral (“*bilateral scratching*” o “*double-scratching*”; Greenlaw 1976, 1977). En experiencias previas, indi-

¹ Según el esquema jerárquico del proceso de selección definido por Johnson (1980), este capítulo se enfoca en los niveles tercero y cuarto (selección de parches e ítems), dando por establecida la selección a niveles mayores: ya se comprobó en los capítulos anteriores que las zonas periféricas a los árboles, donde se colocaron los aviarios, son zonas usadas e incluso preferidas.

viduos capturados en este mismo sitio fueron capaces de encontrar, desenterrar y consumir semillas enterradas hasta a 3.2 cm bajo la superficie (en suelo suelto, arenoso; Cueto, datos no publicados). El comportamiento usualmente observado en el campo es que solo remueven los primeros milímetros del sustrato, en especial cuando está cubierto de mantillo.

Los individuos fueron capturados en la Reserva de Ñacuñán mediante redes de niebla. Las aves fueron mantenidas en jaulas individuales (30 × 20 × 20 cm) en laboratorio, bajo fotoperíodo natural, con alimento (semillas de *Setaria italica*, “moha”) y agua *ad libitum*. El período entre la captura de las aves y el ensayo nunca fue mayor a una semana (en la mayor parte de los casos fue de 1 a 2 días), para evitar que cambien sus necesidades y preferencias dietarias habituales o su condición fisiológica (e.g., aumenten de peso), que acumulen stress, o bien que se habitúen a las condiciones de cautiverio. Así, se intenta abarcar la variabilidad entre individuos en condiciones habituales de campo. Las aves fueron sometidas a un breve período de ayuno de 2–2.5 h antes de realizar cada ensayo, luego de haberles ofrecido alimento por al menos 30 minutos a partir del amanecer de ese mismo día, intentando provocar condiciones de abstinencia no extremas, que pudiesen darse cotidianamente.

El aviario se consideró dividido en dos sectores de igual tamaño, cada uno de ellos de aproximadamente el mismo tamaño que los microsítios considerados en las etapas anteriores de esta tesis (i.e., 1 m²). En la mitad del aviario se colocó una vara transversal (perpendicular al suelo a unos 25 cm de altura) para que pudiese ser usada como percha. Cada ensayo consistió en liberar un individuo de *Z. capensis* dentro del aviario con el fin de evaluar en qué sector se alimentaba y relacionar este resultado con las características de cada sector. Los individuos fueron liberados desde una pequeña caja de madera colocada en la mitad del aviario minutos antes del inicio de cada ensayo, cuya puerta se podía abrir en forma remota. Cada individuo capturado fue utilizado una sola vez, lo que constituye una réplica del experimento, y fue liberado inmediatamente después del ensayo.

Las experiencias fueron filmadas desde detrás de un telón verde, ubicado a unos metros y en forma paralela al eje mayor del aviario (otro telón similar fue colocado del otro lado del aviario, a una distancia similar, para mantener la simetría del diseño). Las filmaciones (registradas en cinta de formato VHS y 8 mm) fueron posteriormente digitalizadas y examinadas a la mitad de su velocidad normal (aunque todos los resultados se presentan en escala de tiempo real), utilizando en paralelo un programa para el registro de estados y eventos de conducta (Martin & Bateson 1986). Se registraron como estados la ubicación del individuo en los ejes vertical y horizontal, y como eventos las actividades directamente relacionadas con el consumo de semillas. La posición en el eje vertical fue categorizada

en dos estados excluyentes: “suelo” y “volando/perchado”. La ubicación horizontal tuvo en cuenta las dos mitades o sectores del aviario: “cubierto” (CU) y “ex-puesto” (EX), en función de la distancia a la cobertura arbórea (el resto de las características asociadas a cada sector se detallan en la sección MÉTODOS de cada experimento). Cuando el ave estaba en la percha, ubicada en el centro del aviario, se consideró que ésta pertenecía al sector desde el que había partido volando hacia la percha (i.e., no abandonaba el sector horizontal de origen). Como eventos se registraron “picoteo” (*peck*), cada vez que el ave picaba el suelo, independientemente del resultado de la acción, y “rascado” (*scratch*), cuando desplazaba suelo (en general mantillo) moviendo simultáneamente sus dos patas hacia atrás.

En cada ensayo, se definió al tiempo de alimentación total en cada sector del aviario como la suma de la duración de los períodos de alimentación. A partir de la combinación de estados y eventos registrados desde el momento en que el individuo salió de la caja de liberación, se definió como un período de alimentación (*foraging bout*) al intervalo de tiempo continuo en el que el ave estaba buscando alimento activamente y consumiéndolo, sin abandonar el suelo. Los períodos de alimentación se definieron en base al tiempo transcurrido y a la conducta observada entre eventos sucesivos². A partir de observaciones preliminares de las filmaciones se determinó que los intervalos entre eventos (picoteos o rascados) menores a 5 s eran característicos de una secuencia durante un mismo intento de alimentarse, mientras que intervalos mayores a 10 s entre eventos de alimentación siempre implicaban la realización de alguna actividad diferente, como explorar los límites del aviario o acicalarse. Por lo tanto, se estableció que un período de alimentación corresponde a una secuencia de al menos 5 eventos de alimentación (picoteo o rascado) durante al menos 5 s, sin intervalos mayores a 10 s entre eventos consecutivos y sin abandonar el suelo (i.e., sin volar) (FIGURA 4.2). Cuando el intervalo entre dos eventos consecutivos era de 5 a 10 s se evaluó la actividad del individuo (revisando nuevamente las filmaciones), y se consideró como el final de un período de alimentación cuando esa actividad no estaba relacionada con la búsqueda de alimento (e.g., correr sobre un borde del aviario, picar el alambre). Con estos criterios, para todos los experimentos analizados, el 92.4% de los picoteos y el 97.2% de los rascados en el suelo quedaron dentro de los períodos de alimentación, por lo que en todos los resultados sólo se considerarán los eventos registrados dentro de los períodos de alimentación. Dado que se

² Dado que el objetivo del experimento no involucra un análisis del número o frecuencia de los períodos de alimentación, no se siguió un protocolo especializado para identificar cuantitativamente los períodos de alimentación a partir únicamente de los intervalos entre eventos (e.g., Tolkamp & Kyriazakis 1999), sino que se prefirió categorizar las secuencias cuantitativamente pero por más de un criterio simultáneamente, de acuerdo a la conducta observada.

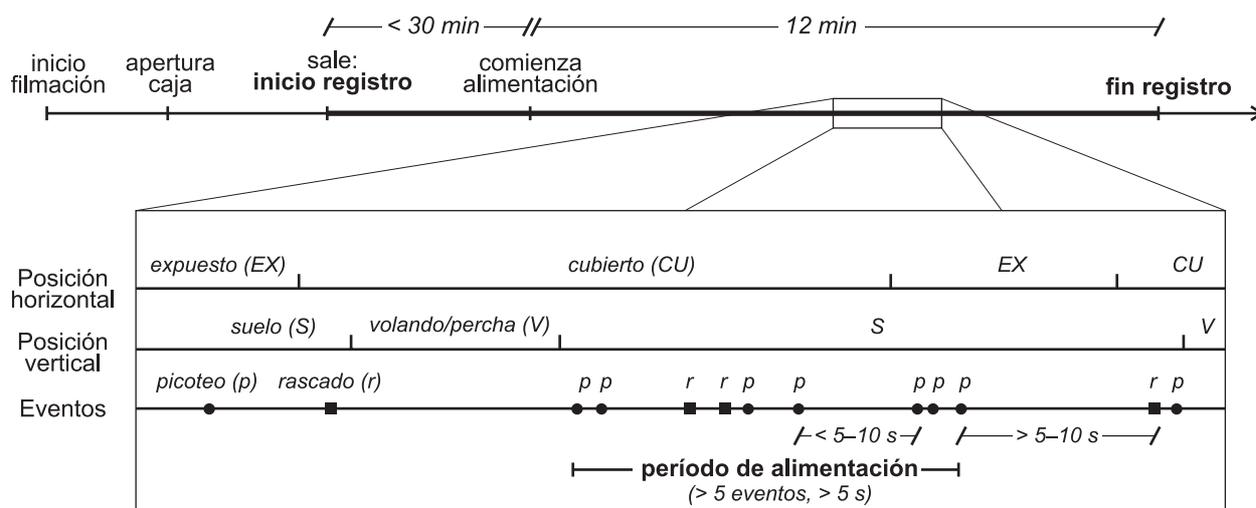


FIGURA 4.2. Esquema del protocolo de registro de estados y eventos y del criterio de definición de los períodos de alimentación (“foraging bouts”). El registro comenzó cuando el individuo abandonó la caja de liberación dentro del aviario. Se registró la posición del individuo en el eje horizontal (EX: sector expuesto vs. CU: sector cubierto) y en el eje vertical (S: sobre el suelo vs. V: volando o perchado), así como los eventos relacionados con la búsqueda de alimento (p: picoteo y r: rascado del suelo con ambas patas). El tiempo efectivo de la experiencia, de 12 min de duración, comenzó al inicio del primer período de alimentación, definido por una secuencia de al menos 5 eventos de alimentación y 5 s de duración, sin períodos entre eventos consecutivos mayores a 5–10 s y sin que el ave abandone el suelo.

desconoce la efectividad de los picoteos (qué proporción de picoteos logra capturar semillas) y cómo varía con los diferentes tipos de cobertura del suelo (i.e., suelo desnudo vs. mantillo denso), se considera a ambos eventos (picoteos y rascados) como indicadores de la intención de capturar y buscar alimento (en vez de interpretar a los picoteos como número de semillas removidas). Además, a diferencia de los experimentos donde se ofrece un solo tipo de semilla, usualmente grande, en este caso la oferta de semillas es total o parcialmente natural, con tamaños y formas variados, por lo que los tiempos de búsqueda y manipulación son desconocidos y seguramente variables. Por ello no se interpretarán las tasas de picoteos más que como un indicador de la actividad de alimentación en general (a diferencia de, e.g., Repasky [1996] que los usa como un indicador directo de la calidad del parche).

Para el cálculo de las variables a analizar se definió como tiempo total de cada experiencia a los primeros 12 min a partir del momento en que el individuo dentro del aviario comenzó a alimentarse (i.e., el inicio del primer período de alimentación). Si bien esto fue estimado durante la filmación de los ensayos para determinar su finalización, fue definido con precisión luego de la evaluación de las filmaciones y el registro de estados y eventos. En unos pocos casos (uno en el primer experimento y cuatro en el tercero) esto resultó en que el tiempo total filmado de la experiencia fuera algo menor que los 12 min estipulados (pero nunca menor a 10 min). En esos casos se extrapolaron los valores de las variables para hacerlos comparables con las otras experiencias (en forma multiplicativa, de ma-

nera que las relaciones proporcionales entre sectores no se modifiquen). Se descartaron los ensayos en las que los individuos no se alimentaron durante los primeros 30 min desde su liberación en el aviario. También se descartaron, a posteriori, aquellas experiencias cuyo tiempo total de alimentación fue menor a 1.5 min (= 12.5% de los 12 min de la experiencia), ya que se consideró que en esos casos no había evidencia suficiente para concluir sobre la elección de alguno de los sectores como sitio de alimentación. El número de experiencias realizadas y descartadas, y sus causas, se detallan en los resultados de cada una de las etapas experimentales.

La selección del sitio de alimentación se evaluó mediante la proporción del tiempo de alimentación (i.e., la suma de los períodos de alimentación) en cada uno de los sectores. Para facilitar la interpretación de los tres experimentos, siempre se utilizó al sector CU (cubierto: el más cercano al algarrobo) como el sector de referencia. Así, una proporción de tiempo de alimentación (= tiempo de alimentación en CU / [tiempo de alimentación en CU + tiempo de alimentación en EX]) igual a 1 implica que el individuo se alimentó solo en el sector CU (y, por lo tanto, que no se alimentó en el sector EX). Una proporción cercana a 0.5 implica que no hubo preferencias por alimentarse en alguno de los sectores. En cada experiencia, además, a partir del registro del tiempo de alimentación, el tiempo de permanencia en el suelo y el número de eventos, totales y en cada sector, se calcularon otras proporciones de interés para contrastar con las predicciones establecidas o como control, las que se detallan en cada sección.

Los valores de proporciones de tiempos fueron sometidos a análisis estadísticos para evaluar si diferían de lo esperado por azar si no hubiese preferencia por algún sector. Dado que el número de réplicas no es elevado y que frecuentemente se encontraron distribuciones de los valores apartadas de una distribución normal, con datos alejados del resto de la distribución (“*outliers*”) incluso luego de transformar los valores, se prefirió utilizar en todos los casos análisis no paramétricos, más robustos en estas condiciones. Se utilizaron pruebas de rangos con signos de Wilcoxon (*signed-rank tests*) poniendo a prueba la hipótesis nula de que la proporción fue 0.5 (Zar 1996, Crawley 2002). En los casos en que se compararon valores provenientes de muestras distintas, como en el caso de algunas variables de control comparando experimentos realizados en distintas estaciones o de distintas etapas experimentales, se utilizaron pruebas de suma de rangos de Wilcoxon (*rank-sum tests*, o prueba de Wilcoxon para dos muestras). Se reportan el valor del estadístico V , en el primer caso, o W , en el segundo, junto a su valor de probabilidad exacta (Crawley 2002). En el caso que hubiera empates en la asignación de rangos o valores iguales a los de la hipótesis nula se utilizó el estadístico Z de la aproximación normal con corrección de continuidad y el valor de probabilidad correspondiente. Los análisis estadísticos se hicieron con el programa S-PLUS 6.2. Cuando no se especifica, se reportan valores promedio \pm EE.

En todas las experiencias, las conclusiones sobre la preferencia entre sectores resultan iguales si se comparan el tiempo de alimentación, el número total de eventos registrados (dentro de los períodos de alimentación), o el número de picoteos solamente (i.e., descartando los rascados). En consecuencia, se reportan los valores obtenidos con el fin de describir los resultados experimentales, pero para evaluar la preferencia entre sectores sólo se presentan los análisis estadísticos realizados sobre los tiempos de alimentación. La tasa de eventos registrados (número de eventos / tiempo de alimentación) se compara entre experiencias como un estimador de la actividad general de alimentación (ver detalles en RESULTADOS de cada experimento).

Se intentó hacer el mismo tipo de experimentos con individuos de *Saltatrix multicolor*, la otra especie granívora numéricamente importante en Ñacuñán y que podría tener respuestas diferentes por tener una dieta granívora más selectiva (casi exclusivamente semillas de gramíneas) y por no usar la técnica de remoción del mantillo con las patas para acceder a semillas bajo la superficie del suelo. Se hicieron ensayos tanto con individuos solos como con parejas de individuos capturados simultáneamente, en distintos horarios, con distintos tiempos de ayuno y con diferentes tipos de sustratos y vegetación dentro del aviario. Sin embargo, los individuos generalmente no se alimentaban dentro del aviario en las condiciones generales de diseño y contexto que se consideraban adecuadas para estos experimentos (e.g., con el menor tiempo posi-

ble de cautiverio pre-experiencia, sin habituación ni entrenamiento, en un tiempo relativamente breve, en aviarios a campo), mostrando signos evidentes de alarma. El nivel de neofobia es usualmente diferente entre especies de aves, está en relación inversa con la plasticidad (Greenberg 1990), y afecta la probabilidad de lograr resultados experimentales adecuados o restringe los diseños experimentales posibles. Estas observaciones sobre *Saltatrix*, en particular en relación con los resultados obtenidos con chingolos, pueden ayudar a explicar la respuesta de esta especie a perturbaciones de su hábitat en el área (Milesi & al. 2002), y podría también estar relacionado con su dieta y preferencias alimentarias (Lopez de Casenave 2001, Cueto & al., en prensa).

EXPERIMENTO 1: PREFERENCIA EN CONDICIONES SEMI-NATURALES

Objetivo y métodos

El objetivo del primer experimento es repetir la búsqueda del patrón de selección de micrositios a campo pero en un sistema semi-controlado, planteado como una experiencia de preferencia entre micrositios adyacentes y sumamente habituales en el campo, contrastantes según varios de los factores que podrían estar influyendo la decisión de seleccionar micrositios de alimentación. Se pusieron a prueba tres modelos (*sensu* Underwood 1991) o hipótesis mecanísticas simples o básicas, basados en el conocimiento previo del sistema y los resultados de los capítulos anteriores de este trabajo de tesis:

- (1) La selección de sitios de alimentación a esta escala está afectada (o condicionada) únicamente por la oferta de alimento,
- (2) La selección se ve condicionada única o fuertemente por la termorregulación (las aves se ven afectadas por el calor y la insolación directa), y
- (3) La selección se ve afectada única o fuertemente por la dificultad en la búsqueda o acceso a las semillas dada por la presencia de mantillo, que disminuye la eficiencia de la alimentación.

Para poner a prueba estas hipótesis, el aviario fue colocado en el campo de manera que queden definidos dos sectores (mitades) contrastantes desde el punto de vista de las posibles causas a explorar: uno bajo cobertura de algarrobo (cubierto: CU) y el otro sin cobertura (expuesto: EX). La mitad del aviario (la línea transversal imaginaria que separa los dos sectores) fue colocada en el límite natural de presencia de mantillo alrededor del árbol, buscando sitios donde esto coincidiera con el límite de la sombra proyectada por el algarrobo a la hora de realizar la experiencia (FIGURA 4.3). De acuerdo al conocimiento previo del sistema, se espera que el sector cubierto bajo un algarrobo esté asociado con la presencia de mantillo denso, que esté habitualmente a la sombra, y que ofrezca más semillas en el banco de suelo que los sectores expues-

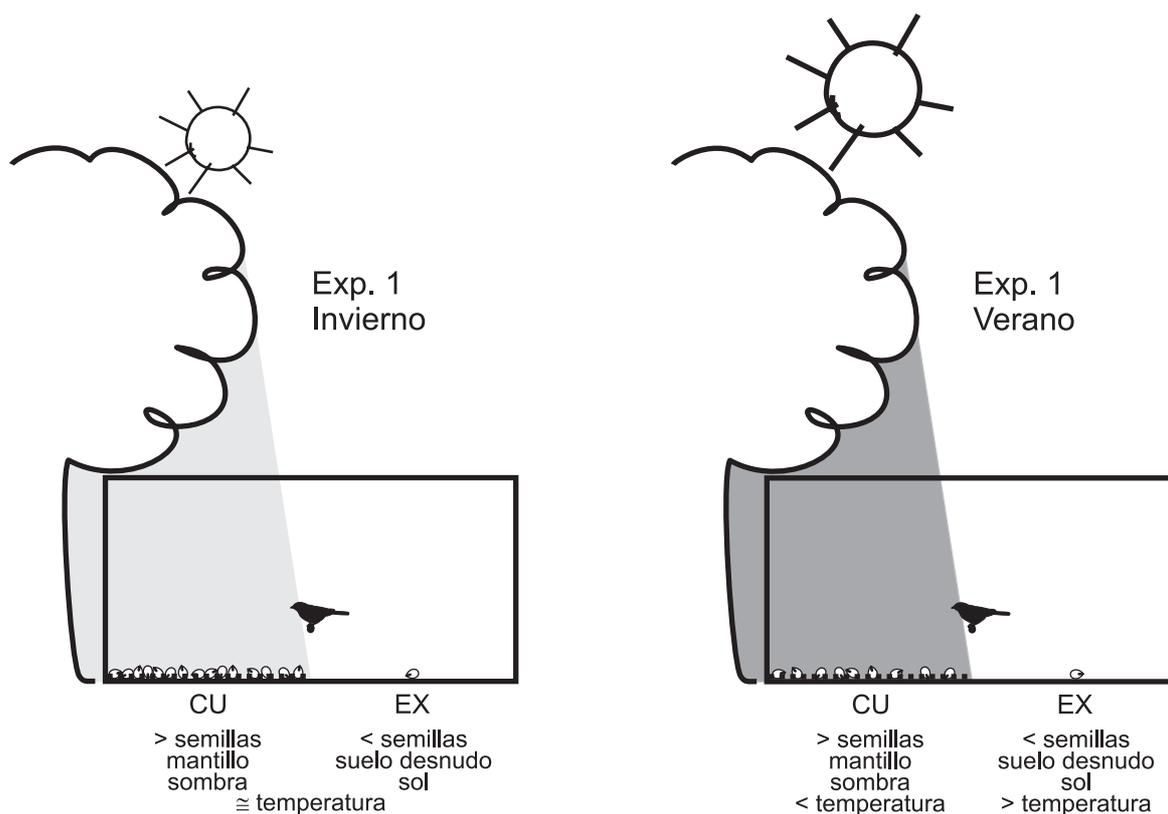


FIGURA 4.3. Esquema de las condiciones de cada sector del aviario en las dos etapas (estacionales) del Experimento 1.

tos, al sol y sin mantillo. Se buscaron específicamente sitios sin otras plantas sobre el suelo excepto por la copa del algarrobo sobre el sector cubierto del aviario. No se hicieron otras modificaciones de las características de cada sector, excepto por la remoción de la parte aérea de alguna planta herbácea aislada. Las experiencias se realizaron entre las 10:45 y las 13:00, en días despejados y sin viento (calma o brisa suave), durante dos estaciones: invierno (julio-agosto 2000) y verano (diciembre 2000 y febrero 2001). Cada experiencia fue realizada en una ubicación distinta del aviario en el campo y con un individuo de *Z. capensis* diferente.

Según las hipótesis planteadas y los conocimientos previos del sistema, se puede hacer una predicción específica considerando a cada uno de los factores como el determinante único o principal de la elección del sitio de alimentación. Así, si la termorregulación es el factor determinante, las aves se alimentarán en el sector CU en verano (cuando el suelo expuesto está a más de 35 °C) para disminuir la pérdida de agua corporal (Wolf & Walsberg 1986) pero en invierno (cuando la temperatura de ambos sectores es similar y baja) no mostrarán diferencias o preferirán el sector EX para reducir levemente su tasa metabólica (Wolf & Walsberg 1986). Si, en cambio, la presencia de mantillo disminuye la eficiencia de alimentación (dificultando la detección o acceso a las semillas) y éste es el factor relevante, las aves se alimentarán en el sector EX tanto en vera-

no como en invierno. Por último, si el factor relevante es la oferta de semillas, las aves deberían alimentarse en CU en ambas estaciones. Si la variabilidad del sistema planteado, dada por otros factores no controlados, como las diferencias entre chingolos o entre algarrobos, fuera más importante que los factores considerados, no se espera encontrar una relación consistente entre la elección de los micrositos. Por último, si se encuentran relaciones entre EX y CU no predichas, eso implicaría rechazar las predicciones derivadas de estos modelos simples basados en el conocimiento actual de los mecanismos que pueden afectar la selección de sitios de alimentación por las aves, y pasar a modelos más complejos. Por ejemplo, evaluar interacciones entre los factores propuestos, la importancia de alguno de los factores pero en otro sentido al hipotetizado, o a la existencia de otros factores no contemplados que, solos o en interacción con los propuestos, afectan la selección.

En resumen, las predicciones simples para este sistema de estudio son:

- (1) oferta de alimento (mayor cantidad de semillas de gramíneas y totales en los sitios cubiertos): el tiempo de alimentación será mayor en CU en ambas estaciones
- (2) termorregulación (las aves se ven afectadas por el calor y evitan el sitio con insolación directa en verano): el tiempo de alimentación será mayor en CU en verano, y será menor o igual a EX en invierno

(3) dificultad en la búsqueda o acceso a las semillas (la presencia de mantillo disminuye la eficiencia de alimentación en el sitio cubierto en ambas estaciones): el tiempo de alimentación será menor en CU en ambas estaciones.

Antes del inicio de cada ensayo se tomaron muestras del banco de semillas en el suelo de cada sector (mitad) del aviario, para poder confirmar que efectivamente había mayor cantidad de semillas en los micrositios cubiertos que en los expuestos. Se tomaron muestras, de 3 cm de diámetro y 1 cm de profundidad, en los vértices de un cuadrado de 50 cm centrado en cada uno de los sectores en cada ubicación del aviario en el campo (i.e., ocho muestras, cuatro por sector, separadas por 50 cm y a 25 cm de los bordes). Las muestras fueron colocadas en un tamiz de malla de 0.3 mm y lavadas bajo un chorro de agua. La porción remanente fue secada y examinada bajo lupa estereoscópica, identificando cada semilla presente a nivel de género. Se consideraron semillas consistentes (presuntamente viables y comestibles) a aquellas que no colapsaron al presionarlas con pinzas. Los detalles del protocolo de recolección, conservación, procesado e identificación de las muestras se describen en Marone & Horno (1997). La oferta de semillas comestibles por *Z. capensis* se definió como todas las semillas (consistentes) de gramíneas y de las dicotiledóneas herbáceas (géneros *Chenopodium*, *Sphaeralcea*, *Parthenium* y *Heliotropium*) que fueron encontradas en estudios de largo plazo de su dieta en este mismo lugar (Lopez de Casenave 2001). Los resultados se presentan como número de semillas por metro cuadrado, que es el tamaño de cada micrositio o sector del aviario, y fueron obtenidos promediando los resultados de las cuatro muestras evaluadas por sector y aviario. La biomasa de semillas (g/m^2) se calculó multiplicando la abundancia de cada especie por el peso promedio de sus semillas (obtenido de Peralta & Rossi 1997, Marone & al. 1998a y Lopez de Casenave 2001). Se utilizaron pruebas de *t* pareadas para comparar el número y biomasa de semillas en cada sector del aviario; ambas variables fueron transformadas mediante logaritmos ($\log[x + 1]$) para mejorar el ajuste a una distribución normal. Sólo se analizaron los datos correspondientes a los aviaros donde se hicieron experimentos considerados válidos según los criterios detallados en DISEÑO GENERAL DE LOS EXPERIMENTOS.

Con el mismo objetivo de poner a prueba los supuestos sobre las condiciones de cada micrositio, antes de cada experiencia se midió la temperatura de la superficie del suelo en el centro de cada sector con un termómetro digital. La presencia de mantillo y sombra sobre el suelo del sector CU (y su ausencia en EX) fue evaluada visualmente y determinada al elegir la ubicación el aviario.

Resultados: puesta a prueba de supuestos

Tal como se esperaba a partir de trabajos previos en este mismo lugar (e.g., Marone & al. 2004), la oferta

de semillas fue mayor en el suelo con mantillo que en el suelo desnudo. La abundancia y biomasa de semillas comestibles (semillas viables de gramíneas y de hierbas en la dieta de *Z. capensis*) fueron siempre mayores en la mitad cubierta del aviario, tanto en invierno (número: CU = 8549 ± 4035 semillas/ m^2 , EX = 324 ± 242 semillas/ m^2 , $t = 9.664$; biomasa: CU = 2.410 ± 0.992 g/ m^2 , EX = 0.067 ± 0.054 g/ m^2 , $t = 8.643$; en ambos casos: g.l. = 11, $P < 0.001$) como en verano (número: CU = 5866 ± 1938 semillas/ m^2 , EX = 354 ± 231 semillas/ m^2 , $t = 6.796$; biomasa: CU = 1.551 ± 0.491 g/ m^2 , EX = 0.080 ± 0.055 g/ m^2 , $t = 6.017$; en ambos casos: g.l. = 11, $P < 0.001$). Este resultado general se repitió en cada una de las ubicaciones del aviario (en todos los casos la cantidad de semillas comestibles encontradas en el sector CU fue mayor que en EX: FIGURA 4.4). Por lo tanto, se confirma la predicción de que si el factor relevante en la selección del micrositio de alimentación es la oferta de semillas en el suelo, los chingolos preferirán alimentarse en el sector CU.

Las temperaturas en la superficie del suelo al momento de comenzar las experiencias, en relación directa con el grado de insolación, también confirmaron el patrón predicho. Las diferencias entre sectores fueron grandes ($9.7\text{--}18.8$ °C) en verano y en el sector EX excedieron la temperatura a la cual la pérdida de agua por evaporación comienza a ser crítica para las aves pequeñas ($35\text{--}40$ °C: Wolf & Walsberg 1996, Wolf 2000; ver TABLA 4.1). En invierno, en cambio, son más similares entre sectores ($1.6\text{--}9.9$ °C) y están ambas dentro del rango tolerable ($6\text{--}20$ °C; TABLA 4.1), donde otros factores serían más relevantes (e.g., DeWoskin 1980). Por lo tanto también se confirma la predicción sobre la elección del sitio de alimentación si la temperatura del suelo es el principal factor que la afecta: las aves evitarán el sector EX en verano, y no mostrarán preferencias importantes en invierno.

Resultados: selección del sitio de alimentación

La respuesta de los individuos al protocolo experimental fue muy buena, en especial teniendo en cuenta que el tiempo en cautiverio fue minimizado, que no tuvieron contacto previo con el aviario, y que la experiencia fue montada al aire libre en condiciones naturales. No se encontraron diferencias importantes en este aspecto entre las experiencias realizadas en una y otra estación del año. Se realizaron 15 experiencias en invierno y 16 en verano, de las cuales se descartaron dos en cada estación porque los individuos no se alimentaron dentro del aviario en el tiempo máximo estipulado (30 min), y una más en invierno y dos en verano porque se alimentaron menos del mínimo estipulado (1.5 min) dentro de los 12 min de la experiencia. Finalmente, se consideraron válidas para los análisis a las 12 experiencias en cada estación cuyas secuencias se presentan en la FIGURA 4.5 y cuyas características y variables resumen se detallan en la TABLA 4.1.

TABLA 4.1. Principales características y resultados de los estados y eventos registrados en las experiencias correspondientes al Experimento 1. El tiempo total de experiencia considerado para obtener estos valores es de 12 min a partir de que cada individuo comenzó a alimentarse dentro del aviario. En el caso del individuo 7i ese tiempo total fue algo menor (10:54 min); los tiempos y número de eventos se extrapolaron en forma multiplicativa para hacerlos comparables a los demás (las proporciones no varían).

	Temperatura (°C)		Tiempo total		Tiempo en suelo			Tiempo de alimentación			Eventos (picoteo+rascado)		
	CU	EX	CU	EX	CU	EX	PropCU	CU	EX	PropCU	CU	EX	PropCU
invierno													
1i	9.4	13.0	11:57	00:03	11:56	00:00	1.00	08:11	00:00	1.00	533+235	0+0	1.00
2i	6.3	12.3	11:15	00:44	11:15	00:45	0.94	10:33	00:45	0.93	917+229	35+8	0.96
3i	9.6	17.2	01:28	10:30	01:26	09:45	0.13	00:35	03:13	0.15	22+8	143+1	0.17
4i	13.4	17.8	11:53	00:05	11:04	00:00	1.00	08:22	00:00	1.00	399+283	0+0	1.00
5i	8.0	11.6	03:49	08:08	03:30	05:53	0.37	03:06	01:18	0.70	224+28	53+0	0.83
6i	7.4	14.3	11:35	00:23	11:24	00:17	0.98	10:22	00:09	0.99	580+192	8+0	0.99
7i	10.8	18.5	11:57	00:03	11:20	00:00	1.00	06:08	00:00	1.00	285+200	0+0	1.00
8i	7.3	8.9	10:46	01:12	10:44	01:13	0.90	09:50	00:49	0.92	613+341	35+0	0.96
9i	10.5	19.0	12:00	00:00	12:00	00:00	1.00	12:00	00:00	1.00	676+171	0+0	1.00
10i	7.5	14.0	03:12	08:46	02:47	08:00	0.26	00:43	01:00	0.42	24+0	61+0	0.28
11i	7.4	11.6	09:43	02:16	08:38	00:37	0.93	06:59	00:01	1.00	363+25	1+0	1.00
12i	9.8	19.7	12:00	00:00	12:00	00:00	1.00	11:38	00:00	1.00	526+494	0+0	1.00
promedio							0.79			0.92			0.85
verano													
1v	28.2	43.7	11:38	00:22	10:04	00:22	0.96	03:43	00:18	0.93	224+44	21+0	0.93
2v	37.1	52.5	10:36	01:24	08:40	00:10	0.98	02:23	00:00	1.00	72+42	0+0	1.00
3v	28.7	41.0	11:56	00:04	10:26	00:04	0.99	02:24	00:00	1.00	82+20	0+0	1.00
4v	25.0	37.1	11:22	00:38	11:02	00:38	0.95	04:33	00:25	0.92	133+0	16+0	0.89
5v	26.1	35.8	11:36	00:24	10:30	00:24	0.96	07:17	00:24	0.95	245+9	12+0	0.95
6v	24.7	41.0	10:40	01:20	02:12	00:29	0.82	01:38	00:22	0.82	35+0	25+0	0.58
7v	26.1	43.8	12:00	00:00	11:56	00:00	1.00	11:45	00:00	1.00	500+85	0+0	1.00
8v	26.1	38.3	10:25	01:35	10:19	01:35	0.87	09:42	01:14	0.89	431+9	48+0	0.90
9v	28.0	46.8	12:00	00:00	11:48	00:00	1.00	08:43	00:00	1.00	354+44	0+0	1.00
10v	37.6	50.9	10:09	01:51	05:47	00:22	0.94	01:50	00:04	0.96	78+50	4+0	0.97
11v	26.7	37.3	12:00	00:00	11:59	00:00	1.00	05:02	00:00	1.00	192+44	0+0	1.00
12v	29.0	41.8	09:19	02:41	09:15	00:06	0.99	07:42	00:00	1.00	297+4	0+0	1.00
promedio							0.96			0.96			0.94

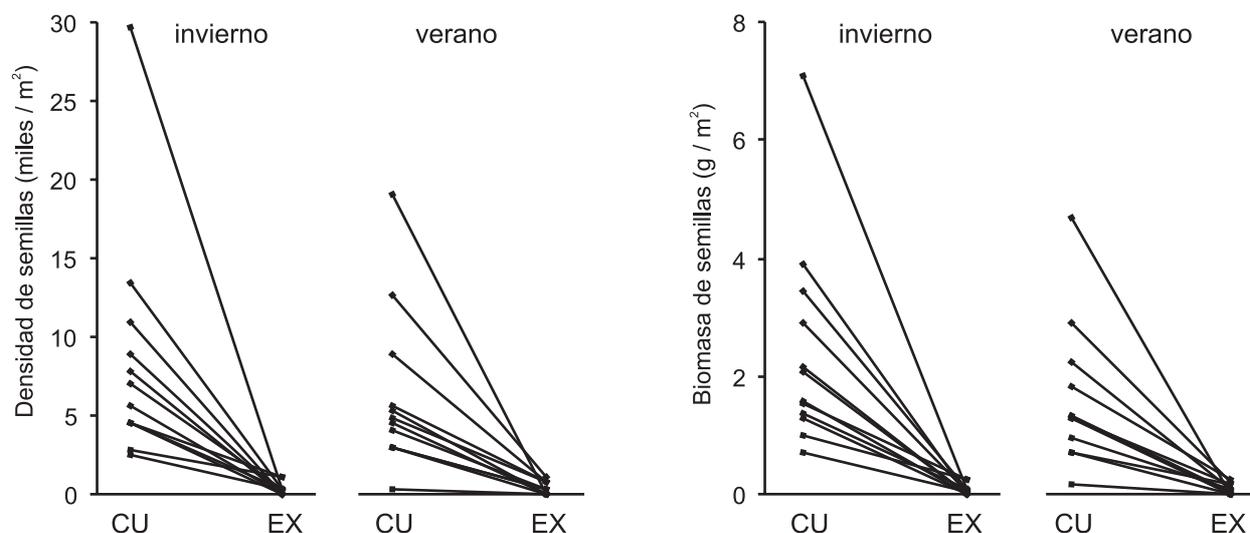


Figura 4.4. Densidad (izquierda) y biomasa (derecha) de semillas comestibles por *Zonotrichia* en los dos sectores (CU y EX) de cada uno de los sitios donde se colocó el aviario en el campo, en invierno ($n = 12$) y en verano ($n = 12$). Las líneas unen el par de valores correspondiente a una misma ubicación del aviario (i.e., una réplica).

De los 12 min de duración de cada experiencia, los chingolos estuvieron sobre la superficie del suelo del aviario (i.e., ni volando ni perchados) un promedio de $11:13 \pm 00:17$ min en invierno y $9:50 \pm 00:49$ min en ve-

rano, y se alimentaron $7:58 \pm 00:59$ min en invierno y $5:47 \pm 01:01$ min en verano. Si bien todos los valores promedio son algo menores en verano, no hubo diferencias estadísticamente significativas entre estaciones



FIGURA 4.5. Secuencias de estados en función del tiempo (segundos) de las experiencias correspondientes al Experimento 1, realizadas en invierno (a) y verano (b). Cada secuencia empieza cuando el individuo abandonó la caja de liberación y termina a los 12 min (como máximo) desde que comenzó a alimentarse (i.e., el inicio del primer período de alimentación, indicado con el triángulo). El color representa el sector o el estado en sentido horizontal (gris: EX; negro: CU) y el ancho de la barra el estado en sentido vertical (ancho: suelo; angosto: volando/perchado). Los tramos de barra llenos corresponden a los períodos de alimentación.

en la duración de esos períodos (tiempo sobre el suelo: $Z = 1.503$, $P = 0.133$; tiempo de alimentación: $W = 173$, $P = 0.198$; tiempo de alimentación en relación al tiempo en el suelo: $W = 171$, $P = 0.242$), ni en el número de secuencias de alimentación ($Z = 0.174$, $P = 0.862$). En cambio, sí fueron notablemente menores en verano el número de eventos (picoteos y rascados) registrados ($W = 196$, $P = 0.007$) y la tasa de eventos dentro de los períodos de alimentación (invierno: 1.26 ± 0.09 eventos/s, verano: 0.77 ± 0.06 eventos/s, $Z = 3.378$, $P = 0.001$), probablemente por la menor disponibilidad de semillas o como consecuencia de un menor nivel de actividad general (ver más abajo). Esto se puede ver claramente en la distribución de frecuencias de los intervalos entre eventos (FIGURA 4.6).

Los chingolos se alimentaron más del lado cubierto del aviario (CU) en ambas estaciones. La proporción del tiempo de alimentación en ese sector fue mucho mayor a 0.5 en ambos casos (TABLA 4.1; invierno: $Z = 2.744$, $P = 0.006$; verano: $Z = 3.062$, $P = 0.002$), al igual que el tiempo total en uno y otro sector (invierno: $Z = 2.472$, $P = 0.013$; verano: $Z = 3.025$, $P = 0.003$). No se detectaron diferencias estadísticamente significativas en estos resultados entre estaciones (tiempo de alimentación: $Z = 0.455$, $P = 0.649$; tiempo total: $Z = 0.406$, $P = 0.685$), aunque en verano las preferencias fueron algo más uniformes, con todos los valores más cercanos a 1 (rango: 0.82–1). La mayoría de los individuos estuvo en el suelo de ambos sectores, y la

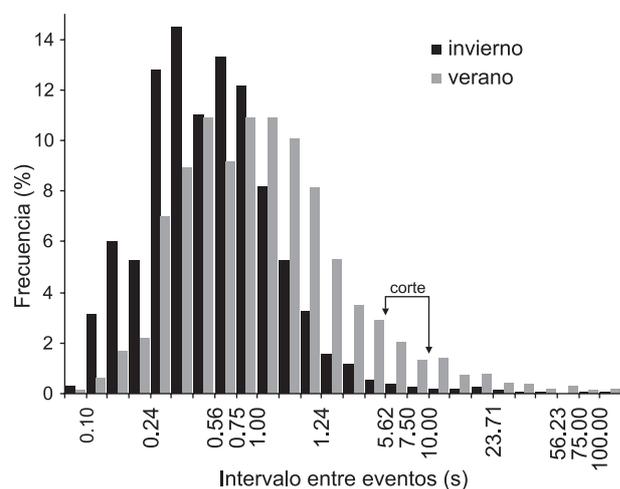


FIGURA 4.6. Distribución de frecuencias de los intervalos entre eventos en función de su duración (en escala logarítmica) para los 12 individuos de invierno (negro) y los 12 de verano (gris). Se incluyeron todos los eventos registrados para cada individuo (incluyendo los períodos posteriores a los 12 minutos a partir del inicio de la alimentación). La duración total y el número de intervalos aportados por cada individuo son diferentes; se incluyen 10054 intervalos en invierno y 3971 en verano. Las flechas indican el rango de duraciones de intervalo que se eligió como punto de corte entre períodos de alimentación (aunque no fue el único criterio para identificarlos, ver texto).

mitad de ellos se alimentó en ambos (FIGURA 4.5). En ese caso, las exploraciones del sector EX fueron generalmente breves, volviendo a CU para continuar alimentándose (individuos 2i, 5i, 6i, 8i, 1v, 5v, 8v, 10v). Los tres individuos con proporciones de alimentación en CU < 0.9 en invierno (individuos 3i, 5i y 10i), dos de ellos con proporciones < 0.5 , son los que menos tiempo se alimentaron durante las experiencias de esa estación (< 4 min). No hubo preferencias estadísticamente significativas en la proporción de tiempo en CU en el tiempo pre-alimentación (el período entre que el individuo salió de la caja y que comenzó a alimentarse) en invierno (promedio: 0.633, $Z = 0.751$, $P = 0.453$), pero sí en verano (promedio: 0.758, $Z = 1.969$, $P = 0.049$).

Interpretación

Las aves eligieron alimentarse en ambas estaciones en el sector CU, más cerca de la cobertura arbórea y con mantillo denso, con más semillas y sombra, y donde la temperatura es más baja (aunque solo notablemente en verano). Este resultado es compatible con la hipótesis de que la oferta de alimento es el principal factor que define el sitio de alimentación, ya sea su evaluación *in situ* o a través del uso de claves (cobertura arbórea, presencia de mantillo) muy correlacionadas en el algarrobal (y en este experimento) con la oferta total de semillas.

La temperatura del suelo, consecuencia del grado de insolación, podría estar actuando como un límite máximo de tolerancia o reduciendo la actividad de alimentación en general, algo coherente con lo que fue encontrado en el capítulo anterior (ver PARTE IV de CAPÍTULO 3). Los individuos en las dos experiencias con temperaturas mayores a 37°C en el sector CU (2v y 10v)³ se alimentaron poco tiempo ($< 20\%$ del tiempo de la experiencia, ver TABLA 4.1). Más aún, las dos experiencias de verano que fueron descartadas porque los individuos no se alimentaron en los primeros 30 min tenían temperaturas en el sector CU de 37.6°C y 40.7°C . Nótese también que el tiempo de permanencia en el suelo en EX fue bastante breve en verano (TABLA 4.1), y que la preferencia por el sector CU fue más marcada en esta estación tanto antes como después de comenzar la alimentación. Sin embargo, la temperatura en el micrositio de alimentación no puede explicar por sí sola la preferencia por CU, pues en invierno no hubo diferencias relevantes entre la temperatura de ambos sectores (y en ese caso sí hubo individuos que pasaron varios minutos en el suelo de EX). Los intervalos entre eventos (picoteos y rascados) fueron algo mayores en verano que en invierno, aún cuando en verano la alimentación estuvo más concen-

³ La temperatura de la superficie del suelo al mediodía en sitios que recibieron sombra desde el amanecer es similar a la temperatura del aire (Lopez de Casenave y Milesi, datos no publicados).

trada en el sector con más semillas; esto es otro indicio de que la actividad de alimentación disminuye con la temperatura. Por lo tanto, aunque influye en el comportamiento del ave y eso tiene influencia sobre su actividad de búsqueda de alimento, se rechaza la predicción de que es el único (o principal) factor determinante en la selección del sitio de alimentación.

Tampoco la disminución de la eficiencia de extracción de semillas asociada a la presencia de mantillo puede explicar la preferencia observada: los resultados son opuestos a lo esperado por la hipótesis que lo considera el factor determinante de la selección del sitio de alimentación.

También es válida la explicación alternativa de que la preferencia por alimentarse en el sitio cubierto está dada por la cobertura arbórea o el mantillo pero por otra causa que no sea la oferta de alimento (e.g., es una zona percibida como un sitio de escape o asociada con un menor riesgo de predación). La próxima etapa experimental está diseñada para poder distinguir entre esas explicaciones alternativas.

EXPERIMENTO 2: USO DE CLAVES VS. EVALUACIÓN DEL RECURSO

Objetivo y métodos

El objetivo del segundo experimento es detectar los mecanismos involucrados en la selección de micrositios de alimentación que produjeron la preferencia marcada por CU en el Experimento 1, analizando la importancia del uso de “claves” asociadas con la oferta de semillas vs. la evaluación de la oferta de semillas en sí. Como ya se mencionó, en este sistema la abundancia de semillas está correlacionada con la cobertura arbórea y con la presencia de mantillo sobre el suelo. Según los resultados del experimento anterior, tanto el uso de claves (mantillo y cobertura) como la evaluación *in situ* de la abundancia de semillas podrían estar produciendo la preferencia por el sitio CU. Esas claves, a su vez, podrían estar siendo seleccionadas por otro motivo que no sea su asociación con la abundancia de semillas (e.g., menor riesgo de predación). En este experimento, el aviario fue ubicado en forma semejante al experimento anterior, pero invirtiendo la cantidad de semillas disponibles en uno y otro sector. De esta manera, las claves están ahora disociadas de la oferta de semillas. Las nuevas situaciones contrastantes planteadas permitirán distinguir cuál es el factor que guía a los chingolos en la elección de un sitio donde alimentarse en este sistema. Si estuviesen guiados por la cobertura y la presencia de mantillo como indicadores de la oferta de semillas (o de otra cosa), entonces deberían mantener la preferencia por el sitio CU que mostraron en el experimento anterior. Por el contrario, si la decisión fuera tomada en función de la evaluación más o menos instantánea de la oferta de semillas en un parche, entonces deberían preferir EX.

El diseño general de la experiencia es el que ya se detalló en la sección correspondiente. El aviario fue colocado en el campo de manera que un sector estuviese bajo la cobertura de un algarrobo (sector CU) y el otro estuviese expuesto (sector EX), al igual que en el experimento anterior. La particularidad de este experimento es que se alteró la oferta de semillas disponible en uno y otro sector respecto a lo habitual. Para esto se reemplazó el mantillo rico en semillas del sector CU por un mantillo “empobrecido” y se “enriqueció” con semillas el suelo del sector EX sin mantillo (FIGURA 4.7). Para lograrlo, se juntó el mantillo que cubría el suelo de una superficie de aproximadamente 1 m² debajo de otro algarrobo y se lo pasó por una zaranda para quitarle la mayor parte de las semillas (pero no todas, pues la intención es que los individuos aún tengan la oportunidad de alimentarse en ese sector). La porción de mantillo de mayor tamaño (remamente en la zaranda), con pocas semillas, fue colocada en el sector CU de manera de simular el mantillo habitualmente disponible. La porción fina del mantillo (la que pasó la zaranda), que contiene la mayor parte de las semillas, fue colocada en el sector EX y cubierta con una capa de suelo muy fina para lograr un aspecto semejante al natural. Para aumentar algo más la abundancia de semillas en EX, se mezclaron con ese mantillo fino 200 semillas de moha (200 semillas/m² = 0.52 g/m²), que equivale al 2.3% de la cantidad y al 21.6% de la biomasa de semillas comestibles por *Z. capensis* disponibles en el mantillo debajo de un algarrobo (en el invierno de 2000: ver RESULTADOS del Experimento 1). Este procedimiento se repitió para cada ensayo, en una misma ubicación del aviario en el campo; cada individuo, utilizado solo una vez, experimentó un par de sectores CU y EX similares (pero no iguales) respecto a la oferta de semillas, lo que constituyó una réplica. Las condiciones de sombra y temperatura se mantuvieron relativamente uniformes entre sectores, evitando las temperaturas altas que, como se mostró en el experimento anterior, pudiesen afectar la actividad de alimentación. Los micrositios ofrecidos, entonces, son: CU (cubierto/mantillo/menos semillas) vs. EX (expuesto/suelo desnudo/más semillas), con temperatura e insolación similares (FIGURA 4.7). Los experimentos se realizaron entre las 10:30 y las 13:45, en julio de 2001.

Antes del inicio de la experiencia, al igual que en el experimento anterior, se tomaron muestras del banco de semillas en el suelo de cada sector del aviario, para confirmar que se obtuvieron las condiciones iniciales deseadas. Dado que la oferta fue parcialmente homogeneizada por el procedimiento de preparación del suelo, en este caso se tomaron solo dos muestras en cada sector, a 25 cm a cada lado del centro de cada sector en sentido perpendicular al eje mayor del aviario. El protocolo de preparación y análisis de las muestras y el análisis de los resultados son iguales a los descritos en el Experimento 1.

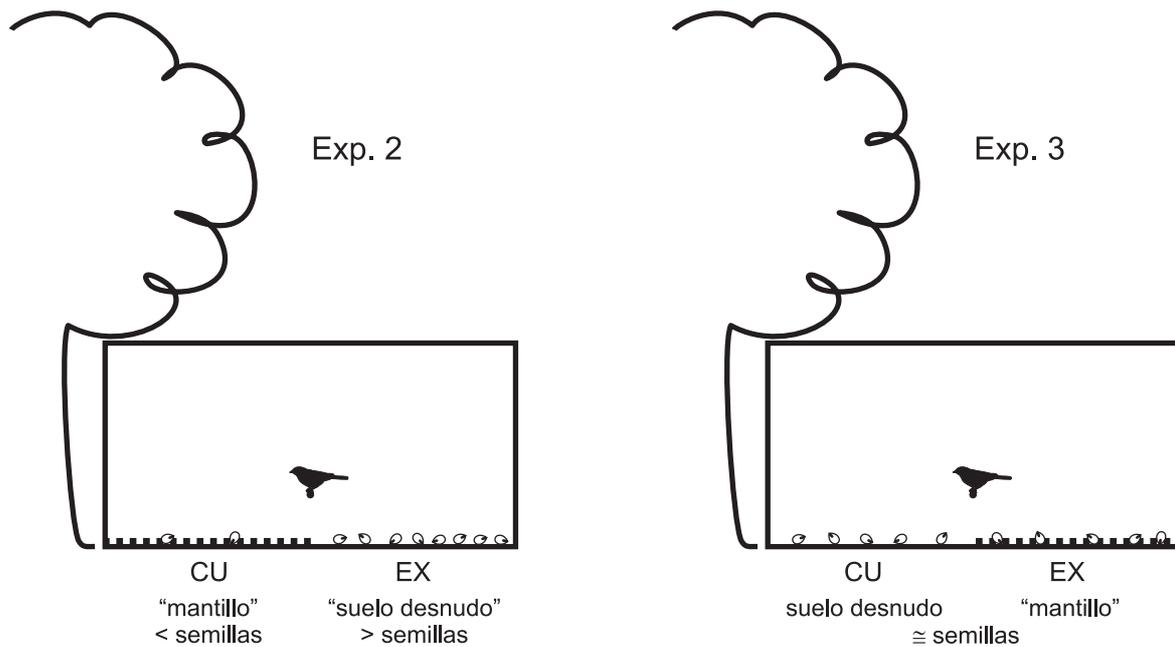


FIGURA 4.7. Esquema de las condiciones de cada sector del aviario en los experimentos 2 y 3.

Resultados: puesta a prueba de supuestos

El procedimiento de tamizado del mantillo en CU y agregado de la porción fina en el sector EX para transferir semillas fue efectivo. La oferta de semillas comestibles en el suelo resultó mayor en EX (número: $EX = 2516 \pm 678$ semillas/m², $CU = 943 \pm 324$ semillas/m², $t = 2.329$, g.l. = 8, $P = 0.048$; biomasa: $EX = 0.788 \pm 0.260$ g/m², $CU = 0.236 \pm 0.084$ g/m², $t = 2.540$, g.l. = 8, $P = 0.035$). Esa diferencia se hizo más amplia con el agregado de las semillas de moha en EX (número: $t = 2.802$, g.l. = 8, $P = 0.023$; biomasa: $t = 5.981$, g.l. = 8, $P < 0.001$). Los valores de oferta de semillas conseguidos son, en promedio, intermedios a los encontrados naturalmente en uno y otro sector (ver Experimento 1). En estas condiciones, en ambos sectores hay semillas que los individuos puedan comer, los valores logrados están de acuerdo con valores usuales en condiciones naturales, pero la relación de abundancias entre sectores está invertida. Por lo tanto, se confirma la predicción de que si el factor relevante en la selección del sitio de alimentación es la oferta de semillas en el suelo y esa decisión se toma a través de la evaluación in situ de la oferta de semillas, los chingolos deberían modificar su selección respecto al experimento anterior, prefiriendo ahora el sector sin mantillo (EX).

Resultados: selección del sitio de alimentación

Nuevamente la respuesta de los individuos al protocolo experimental fue muy buena. Se realizaron 11 experiencias, con solo un individuo que no se alimen-

tó en el tiempo máximo estipulado (30 min) y otro que se alimentó pero menos del mínimo estipulado (1.5 min) dentro de los 12 min de la experiencia. Así, se consideraron válidas para los análisis a las 9 experiencias cuyas secuencias se presentan en la FIGURA 4.8 y cuyas características y variables resumen se detallan en la TABLA 4.2. Los valores de las variables generales de actividad y alimentación fueron similares a los de la etapa experimental anterior (tiempo sobre el suelo, tiempo de alimentación, número de secuencias de alimentación), con la tasa de picoteos (1.03 ± 0.07 eventos/s) con valores usualmente intermedios pero más similares a los de las experiencias de invierno ($W = 149$, $P = 0.247$), mayores a los de las de verano ($Z = 2.595$, $P = 0.010$). Una diferencia es que aquí los chingolos también rascaron el suelo con ambas patas (rascado bilateral) en el sector EX para desenterrar las semillas disponibles bajo la capa superficial del suelo, algo que en la experiencia anterior habían hecho casi exclusivamente donde había mantillo.

Al invertir la relación de la disponibilidad de semillas entre los sectores cambió notablemente la preferencia por el sitio de alimentación. La marcada preferencia por CU del Experimento 1 desapareció, y la mayoría de los individuos se alimentó preferentemente en EX (TABLA 4.2). Sin embargo, casi todos (7 de los 9 analizados) comenzaron alimentándose en CU y luego cambiaron de sector, no volviendo a CU a alimentarse por períodos prolongados (FIGURA 4.8). De hecho, en el período pre-alimentación hubo una preferencia por permanecer en CU marginalmente significativa (promedio = 0.758 ± 0.097 , mediana = 0.833, $Z = 1.897$, $P = 0.058$). El único de los 9 individuos que solo se

TABLA 4.2. Principales características y resultados de los estados y eventos registrados en las experiencias correspondientes al Experimento 2. El tiempo total de experiencia considerado para obtener estos valores es de 12 min a partir de que cada individuo comenzó a alimentarse dentro del aviario.

	Tiempo total		Tiempo en suelo			Tiempo de alimentación			Eventos (picoteo+rascado)		
	CU	EX	CU	EX	PropCU	CU	EX	PropCU	CU	EX	PropCU
1	06:39	05:21	04:18	03:57	0.52	00:13	02:56	0.07	0+6	153+0	0.04
2	06:54	05:06	06:37	04:50	0.58	05:53	03:26	0.63	347+223	152+26	0.76
3	01:03	10:57	00:58	10:47	0.08	00:51	05:01	0.15	26+5	224+27	0.11
4	00:52	11:08	00:40	06:48	0.09	00:23	03:54	0.09	12+0	196+1	0.06
5	01:26	10:34	01:19	10:34	0.11	00:26	05:05	0.08	14+2	259+28	0.05
6	04:10	07:50	04:10	07:50	0.35	03:15	07:02	0.32	123+68	308+161	0.29
7	09:35	02:25	04:49	00:00	1.00	02:00	00:00	1.00	113+36	0+0	1.00
8	02:56	09:04	02:56	09:04	0.24	02:40	08:11	0.25	95+30	335+149	0.21
9	07:40	04:20	04:22	03:47	0.54	02:54	03:47	0.44	227+83	210+3	0.59
promedio					0.39			0.34			0.35

alimentó en CU (individuo 7) nunca estuvo en el suelo de EX durante la experiencia, y su tiempo total de alimentación fue el más bajo.

Dado el sesgo en la elección inicial, los análisis basados en la proporción de tiempo de alimentación en cada sector se vuelven dependientes de la duración (arbitraria) de las experiencias, ya que la preferencia no fue uniforme durante ese período. Para el tiempo total estipulado en el diseño general (12 min), el promedio de la proporción de tiempo de alimentación en CU es 0.333 ± 0.104 , que no difiere estadísticamente de 0.5 ($V = 11, n = 9, P = 0.203$) excepto cuando se descarta al individuo que no experimentó las condiciones del

suelo en EX ($V = 2, n = 8, P = 0.023$). Sin embargo, si se separa el registro en dos períodos de 6 minutos, en el primero la proporción de tiempo de alimentación en CU promedio es de 0.452 ± 0.148 (mediana = 0.425), mientras que en el segundo período la preferencia se inclina claramente hacia EX (0.194 ± 0.102 , mediana = 0.081). Así, existe un cambio en la elección por el sector de alimentación, desde un sesgo inicial por CU, que influye en dónde se inicia la alimentación, hasta una marcada preferencia por EX una vez que es explorado. Si solo se hubiese registrado el primer período de alimentación o los primeros minutos (e.g., ver los primeros 2 min de los individuos 2, 6, 8 y 9, FIGU-

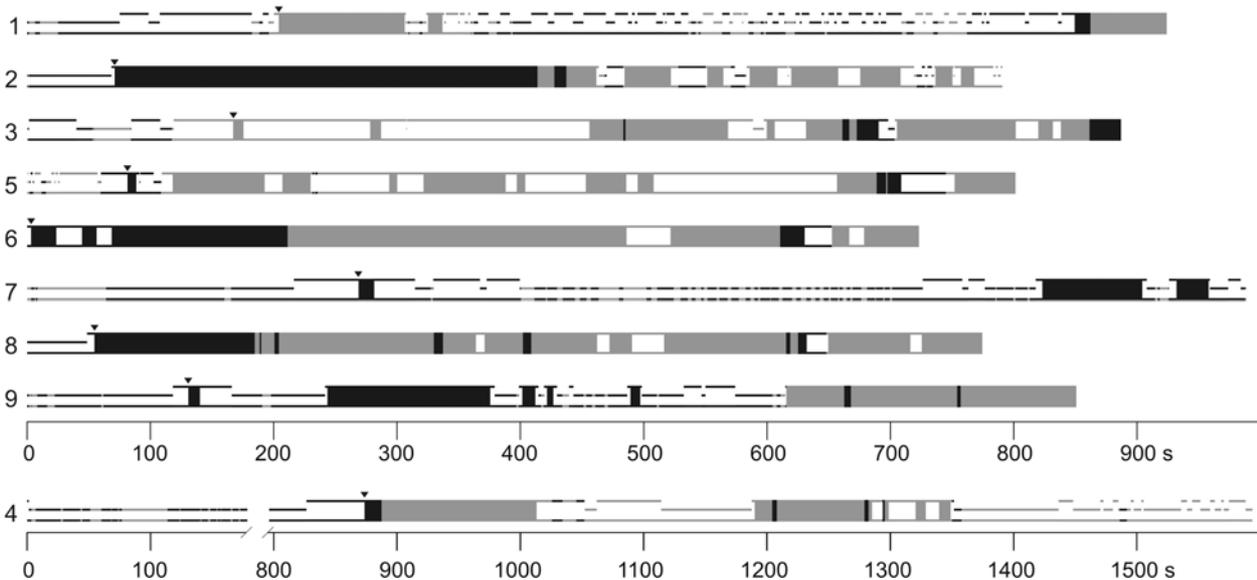


FIGURA 4.8. Secuencias de estados en función del tiempo (segundos) durante las experiencias correspondientes al Experimento 2. Cada secuencia empieza cuando el individuo abandonó la caja de liberación y termina a los 12 min (como máximo) desde que comenzó a alimentarse (i.e., el inicio del primer período de alimentación, que se indica con el triángulo). El color representa el sector o la ubicación en sentido horizontal (gris: EX; negro: CU) y el ancho de la barra la posición en sentido vertical (ancho: suelo; angosto: volando/perchado). Los tramos de barra llenos corresponden a los períodos de alimentación.

RA 4.8) se podría haber concluido una cierta (leve) preferencia por CU, pero si el tiempo de experiencia hubiese sido extendido, las diferencias hubiesen sido aún mayores en favor de EX⁴.

Interpretación

Al cambiar la disponibilidad de semillas, los individuos abandonan la marcada preferencia por CU del experimento anterior, al menos si se deja pasar el tiempo necesario para que “descubran” el cambio artificial de la habitual correlación claves-oferta de semillas. Una vez que el sector expuesto (que habitualmente ofrecería pocas semillas) es explorado, éste es el sector elegido para alimentarse. Los individuos ahora eligen el sector con más semillas pero más alejado de la cobertura y sin mantillo, aunque en la mayoría de los casos comenzaron haciéndolo por el sitio opuesto. En muchos casos se observó que, al ya estar alimentándose en EX, los individuos se desplazaban hacia el límite entre los sectores, pasaban a CU por unos segundos, y luego volvían a EX (i.e., detección del borde). El único individuo que se alimentó solo en CU nunca estuvo en el suelo de EX, y fue el que menos tiempo se alimentó durante el período experimental (y el que estuvo menos tiempo en el suelo). Estos resultados sugieren que los individuos están guiando su elección del micrositio de alimentación por la evaluación *in situ* de la cantidad de semillas disponibles. El uso de claves (presencia de cobertura leñosa, menor distancia al árbol o presencia de mantillo), tanto de presencia de alimento como de otros factores potencialmente relevantes (e.g., como sitio de escape o con menor riesgo de predación), es una guía de la elección inicial que afecta el orden de exploración de los sitios disponibles, pero no constituye una limitación en la exploración y utilización de otros sitios. La elección del sitio de alimentación inicial, posiblemente guiada o influida por una o todas esas claves, se revierte rápidamente en caso que la disponibilidad de semillas no sea suficiente o la esperada y, en definitiva, los individuos eligen alimentarse donde encuentran más semillas.

EXPERIMENTO 3: PUESTA A PRUEBA DE HIPÓTESIS Y EXPLORACIÓN DE FACTORES SECUNDARIOS

Objetivo y métodos

Esta tercera etapa tiene dos objetivos: (1) evaluar cuál es la clave que actúa guiando la tendencia inicial observada en los experimentos anteriores y (2) confirmar las explicaciones generadas a partir de sus resultados (i.e., que el principal mecanismo de selección de un

sitio de alimentación a esta escala es la evaluación *in situ* de la oferta de alimento). Para entender cuál es la clave que provoca el sesgo en la elección inicial del sitio de alimentación, discriminando entre posibles factores correlacionados, se disoció la clave “cobertura arbórea” (o “menor distancia al árbol”) de la clave “presencia de mantillo”. Al mismo tiempo, dado que la diferencia en oferta de semillas parece ser el principal factor que guía la preferencia por un sitio de alimentación, en este experimento se ofreció una cantidad similar de semillas en ambos sectores del aviario, esperando que la preferencia (por CU en el Experimento 1 y por EX en el Experimento 2) desaparezca. Para eso, se colocó el mantillo del lado opuesto de su ubicación habitual (es decir, en EX, más alejado del algarrobo) y se igualó la oferta de alimento en ambos sectores (“empobreciendo” el mantillo de manera similar pero algo más intensa que en el Experimento 2, y agregando una baja cantidad de semillas comerciales en ambos sectores). Si el alimento (y no alguna de las claves de su presencia) es efectivamente lo más importante en determinar el sitio de alimentación, se espera que no haya preferencias entre sectores. El uso desproporcionado de alguno de ellos, a evaluar tanto como un sesgo inicial como en el tiempo total de la experiencia, revelaría que existe una preferencia importante por alguno de los otros factores (la presencia del árbol o la presencia de mantillo) y permitiría distinguir cuál de ellos es más relevante.

El diseño de la experiencia es similar al anterior, con excepción del sustrato de cada uno de los sectores y la abundancia de semillas (FIGURA 4.7). Nuevamente se juntó el mantillo que cubría aproximadamente 1 m² del suelo debajo de un algarrobo cercano y se lo pasó por una zaranda, más intensamente que en el caso anterior, para quitarle todas las semillas posibles. La porción que pasó la zaranda (mantillo fino con semillas) fue descartado. La porción remanente sobre la zaranda (mantillo “grueso”, con muy pocas semillas) fue colocada en el sector EX, más alejado del algarrobo. En el sector CU se colocó suelo de un área cercana, previamente tamizado con un tamiz de malla de 0.3 mm para quitarle todas las semillas. En cada uno de los sectores se esparcieron 200 semillas de moha (200 semillas/m² = 0.52 g/m²), que en CU fueron cubiertas con una capa de suelo muy fina para lograr un aspecto semejante al del suelo desnudo natural. Este procedimiento se repitió para cada experiencia, con un individuo diferente, en una misma ubicación del aviario en el campo. El experimento plantea el contraste: CU (cubierto/suelo desnudo) vs. EX (expuesto/mantillo), con temperatura y oferta de semillas similares (FIGURA 4.7). Los experimentos se realizaron en julio y octubre de 2001.

Resultados

Se realizaron 13 experiencias, de las que se descartaron dos porque los individuos se alimentaron muy

⁴ De hecho, en los 2–5 min de filmación extra de cada individuo disponibles, posteriores a los 12 min establecidos como tiempo límite de las experiencias, en todos los casos se siguieron alimentando sólo en EX (excepto el ya mencionado individuo 7, que no se posó en el suelo de EX).

TABLA 4.3. Principales características y resultados de los estados y eventos registrados en las experiencias correspondientes al Experimento 3. El tiempo total de experiencia considerado para obtener estos valores es de 12 min, a partir de que cada individuo comenzó a alimentarse dentro del aviario, excepto por los individuos 1 a 4, donde esos tiempos fueron algo menores (10:07, 11:02, 11:48 y 10:04, respectivamente); en estos casos los tiempos y número de eventos se extrapolaron en forma multiplicativa para hacerlos comparables a los demás (las proporciones no varían).

	Tiempo total		Tiempo en suelo			Tiempo de alimentación			Eventos (picoteo+rascado)		
	CU	EX	CU	EX	PropCU	CU	EX	PropCU	CU	EX	PropCU
1	05:48	06:12	04:55	05:55	0.45	04:09	04:51	0.46	126+0	138+23	0.44
2	00:27	11:33	00:18	11:21	0.03	00:17	06:07	0.05	5+0	176+36	0.03
3	05:31	06:29	03:58	04:33	0.47	00:40	01:00	0.40	24+0	39+3	0.37
4	04:08	07:52	04:03	07:53	0.34	02:21	05:08	0.31	117+0	192+172	0.24
5	04:07	07:53	04:07	06:20	0.39	03:21	02:32	0.57	127+0	92+15	0.54
6	04:50	07:10	04:03	06:46	0.37	02:08	02:19	0.48	169+1	120+44	0.51
7	00:00	12:00	00:00	11:59	0.00	00:00	03:58	0.00	0+0	126+10	0.00
8	08:11	03:49	08:08	03:49	0.68	04:04	00:41	0.86	162+1	33+0	0.83
9	08:49	03:11	08:43	03:11	0.73	05:25	02:10	0.72	215+0	50+0	0.81
10	10:29	01:31	07:50	00:48	0.91	04:39	00:25	0.92	162+0	14+3	0.91
promedio					0.44			0.48			0.47

poco (<1.5 min) en los 12 min de la experiencia. El registro (filmación) de una experiencia se dañó parcialmente, por lo que se descartó la experiencia completa. Así, se analizaron las 10 experiencias cuyas secuencias se presentan en la FIGURA 4.9 y cuyas variables resumen se presentan en la TABLA 4.3.

En todos los casos los individuos comenzaron a alimentarse en aquel sector donde primero tocaron el suelo. Dado que hubo una tendencia a permanecer en el sector CU en el período pre-alimentación (promedio = 0.682 ± 0.121 , mediana = 0.841, que no resulta estadísticamente diferente de 0.5: $Z = 1.431, P = 0.153$),

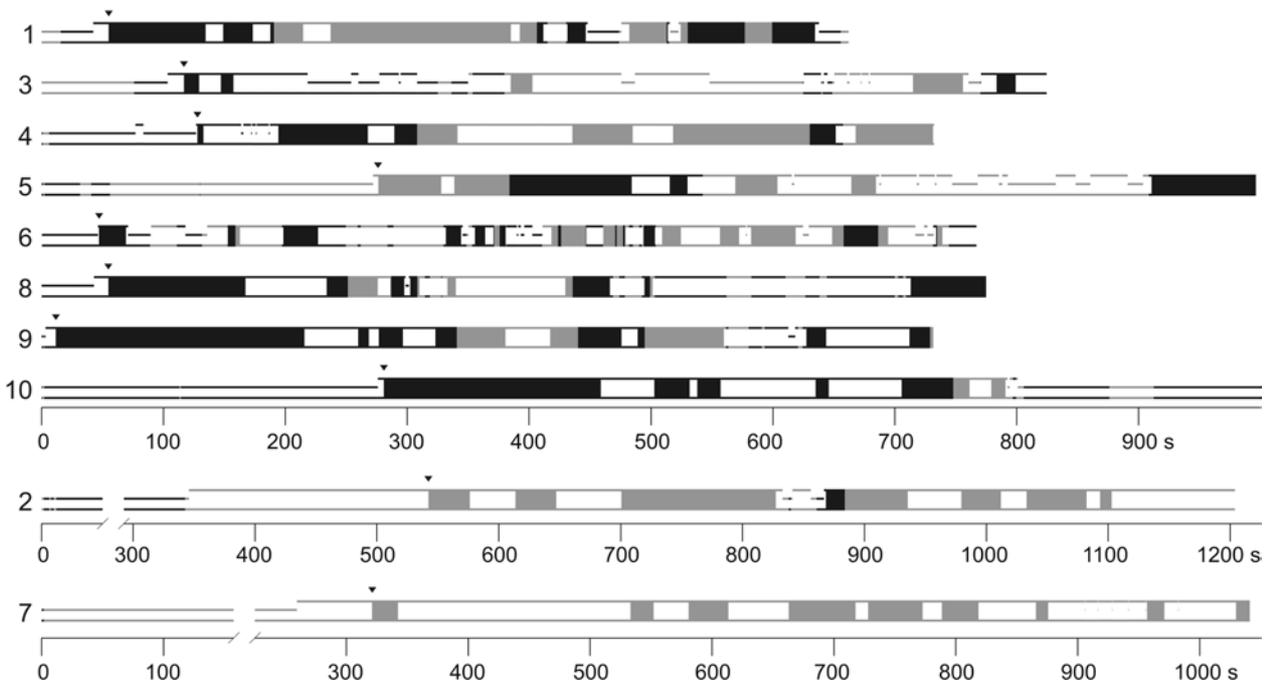


FIGURA 4.9. Secuencias de estados en función del tiempo (segundos) durante las experiencias correspondientes al Experimento 3. Cada secuencia empieza cuando el individuo abandonó la caja de liberación y termina a los 12 min (como máximo) desde que comenzó a alimentarse (i.e., el inicio del primer período de alimentación), lo que se indica con el triángulo. El color representa el sector o la ubicación en sentido horizontal (gris: EX; negro: CU) y el ancho de la barra la posición en sentido vertical (ancho: suelo; angosto: volando/perchado). Los tramos de barra llenos corresponden a los períodos de alimentación.

al igual que en la experiencia anterior la mayoría de los individuos (7 de 10) empezó alimentándose en el sector CU, más cerca de la cobertura arbórea (sin mantillo sobre el suelo). Sin embargo, no hubo preferencia por alguno de los sectores al evaluarlo en el tiempo estipulado de duración de cada experiencia (12 min a partir del primer período de alimentación): la proporción de tiempo de alimentación en CU promedio fue 0.47, que no difiere significativamente de 0.5 ($V = 24$, $n = 10$, $P = 0.770$). El tiempo total de permanencia en CU muestra el mismo resultado (promedio = 0.436, $V = 21$, $n = 10$, $P = 0.557$). Al separar el registro de cada experiencia en dos mitades, como se hizo con el experimento anterior, en ninguna de ellas se detecta una preferencia por alguno de los sectores (proporción de tiempo de alimentación, 1ra mitad: promedio = 0.585 ± 0.114 , mediana = 0.655, $Z = 0.561$, $P = 0.575$; 2da mitad: promedio = 0.403 ± 0.102 , mediana = 0.353, $V = 18$, $n = 10$, $P = 0.375$). Es decir, la principal diferencia con el experimento anterior es que ahora no existe una preferencia marcada por EX una vez que ambos sectores fueron explorados. Excepto por el individuo 7, que solo comió en EX (nunca tocó el suelo en CU), y el individuo 2 que solo visitó CU unos segundos, el resto de los individuos, habiendo probado ambos sectores, no mostraron una preferencia marcada por uno u otro. Nuevamente, el resultado tiende a mostrar una leve preferencia por CU si solo se registraran los primeros instantes de alimentación, dado el sesgo mencionado en la elección inicial. Sin embargo, a diferencia del experimento anterior, en este caso el resultado no habría cambiado de manera importante si la duración de cada experiencia hubiese sido aún mayor⁵.

Interpretación

Al ofrecer cantidades similares de semillas en ambos sectores y disociar la cobertura leñosa de la presencia de mantillo, *Z. capensis* no muestra una preferencia clara por uno de los sectores. Algunos individuos eligen CU, otros EX, y otros se alimentan en ambos. Estos resultados, en particular al compararlos con los del Experimento 2, permiten concluir que el factor más importante en determinar la elección de un parche de alimentación es el resultado de la evaluación *in situ* del alimento. Además, este último experimento muestra que la tendencia inicial observada en el Experimento 2 está dada por la presencia de la cobertura arbórea y no por la presencia de mantillo sobre el suelo, a pesar de que habitualmente el mantillo es un mejor predictor de la oferta de semillas en este ambiente (e.g. la baja abundancia de semillas medida en el Experimento 1 en sitios sin mantillo a pocos centímetros de un algarrobo).

⁵ A diferencia del experimento anterior, en los 3–6 minutos extra de filmación disponible de algunos de los individuos, unos comieron más en CU y otros en EX.

DISCUSIÓN

A lo largo de esta secuencia de experimentos vinculados se intentó revelar el motivo principal de selección de sitios de alimentación a escala de micrositio ($\approx 1 \text{ m}^2$) por parte de individuos de *Zonotrichia capensis*, una de las principales especies de pájaros granívoros en Ñacuñán. Siempre dentro de un sistema semi-controlado, necesario para poder aislar al individuo experimental, se partió de condiciones naturales, frecuentes y contrastantes, que se fueron modificando en función de los resultados obtenidos de manera de poner a prueba hipótesis sobre los factores que afectan la selección. Así, en el primer experimento, en condiciones “naturales”, se pudo observar una muy clara preferencia, tanto en verano como en invierno, por el sector bajo cobertura arbórea, con sombra y mantillo, donde hay mayor abundancia de las semillas consumidas por esta especie. Esa respuesta no solo fue significativa estadísticamente a nivel de la población examinada, sino que se repitió en forma muy clara en 21 de los 24 individuos que se alimentaron dentro del aviario (incluyendo a todos los ensayados en verano). A partir de alterar ligeramente esas condiciones en los dos experimentos siguientes es posible concluir que el factor más importante en la preferencia observada fue la abundancia de semillas disponibles. La cobertura del algarrobo (o la menor distancia al algarrobo), usualmente correlacionada con la mayor abundancia de semillas, afecta la elección del sector a explorar inicialmente. Esa decisión inicial, sin embargo, se revierte rápidamente si la oferta de semillas en ese sector es baja, como muestran las secuencias obtenidas en el Experimento 2 y, especialmente, la comparación de los resultados de los Experimentos 1 y 2.

El principal determinante del sitio de alimentación es la abundancia de semillas. Más allá de qué factor determina o influye la decisión de explorar distintos micrositios (ver más adelante), las aves evalúan la calidad del parche (cantidad de semillas) y lo abandonan cuando no es satisfactorio. La cantidad de tiempo que pasan en un micrositio está, como una primera aproximación, correlacionada con la cantidad de semillas. Esto ya ha sido reportado en otros experimentos con aves (e.g., Schneider 1984) y es una predicción habitual de los modelos de alimentación (Stephens & Krebs 1986). Si bien en este ambiente la correlación entre distintas “claves ambientales” (cobertura de leñosas, presencia de mantillo) y la abundancia de semillas es bastante fuerte (ver LAS SEMILLAS en el CAPÍTULO 1 y la corroboración en el Experimento 1), los chingolos no parecen restringir su elección de sitios de alimentación por esos indicadores. Está claro que el supuesto de que los individuos eligen un sitio antes de “medirlo” (i.e., que son omniscientes) no se cumple en su versión más ingenua: los chingolos no “supieron” (o percibieron a distancia) que la abundancia de semillas en el sector cubierto del Experimento 2 era artificialmente baja sino hasta que comenzaron a alimentarse allí. Pero

tampoco se aplica en una de sus versiones más razonables: la elección del sitio de alimentación no está “fijada” hacia allí donde usualmente hay más semillas (i.e., las aves no muestran una respuesta estereotipada), sino que abandonan ese sitio luego de comenzar a buscar alimento y no encontrar suficiente, y no vuelven a él luego de explorar el alternativo, cuyas claves están asociadas a un sitio “pobre”.

Todo esto indica que la explotación de los sitios de alimentación es dependiente del proceso de medición de la abundancia de semillas. Este mecanismo les da a las aves la capacidad de responder ante situaciones novedosas. La evaluación del sitio de alimentación parece ser continua: en varios casos durante los Experimentos 1 y 2 fue posible observar cómo los individuos fueron capaces de detectar el límite entre los sectores, cuando avanzaban desde aquel donde se estaban alimentando al contiguo, hacían unos pocos pasos y picoteos, y volvían rápidamente a alimentarse al sector de origen. Esto les permitiría reconocer “parches” de alta calidad aunque sus límites no estén asociados a claves perceptibles y conocidas. La puesta a prueba de la capacidad de los animales para detectar los límites entre parches durante el consumo fue puesta a prueba de manera indirecta, evaluando la remoción de semillas ofrecidas en forma agrupada (Schmidt & Brown 1996, Fierer & Kotler 2000). Hay una amplia bibliografía acerca de cómo podrían medir las aves la abundancia de semillas y cuál es la decisión óptima a tomar en función de esa medida (ver revisiones y citas en Stephens & Krebs 1986 y Stephens 1990), pero su análisis es complicado y tiene múltiples sutilezas (ver EL USO DEL ESPACIO Y LOS MODELOS PARA INTERPRETAR LA IMPORTANCIA DE FACTORES INTERACTUANTES en el CAPÍTULO 5). Dado que los resultados fueron suficientemente categóricos, el análisis de los detalles finos acerca de cómo es evaluada la oferta de semillas resulta secundario para el objetivo planteado, pues no afectaría la interpretación de las preferencias entre estos micrositos. Pero, aún así, quedaría por ver cómo es la evaluación de los micrositos que hacen los chingolos (en función de las semillas) en otras situaciones interesantes que también se dan frecuentemente en el campo, como abundancias o biomasa de semillas similares pero con una composición muy diferente (e.g., una gran mayoría de gramíneas en los alrededores de las gramíneas vs. una gran mayoría de dicotiledóneas bajo los árboles).

Si bien la abundancia de semillas en un microsito es el mejor predictor del sitio de alimentación de los chingolos en estas experiencias, eso no es suficiente para explicar el proceso de toma de decisión del ave, ni para predecir cuál será necesariamente su uso de micrositos en el campo. Eliminando el supuesto de que el individuo es omnisciente (i.e., que “ya sabe” la abundancia de semillas en un sitio antes de posarse), entonces la decisión de alimentarse o no en un determinado microsito es tomada a posteriori de llegar a él y buscar semillas, luego de “medirlo”. Eso deja un

lugar importante para otros factores que, a pesar de no ser condicionantes de la decisión posterior, afectan el orden de exploración de los sitios y por lo tanto su probabilidad de ser usados, ya sea por correlatos perceptibles a distancia que influyan sobre la “pre-evaluación” de la abundancia de semillas o por causas importantes para el ave no relacionadas con la calidad del recurso. El factor que mostró la influencia más importante fue la presencia del algarrobo. Esto concuerda con resultados previos de esta tesis (especialmente si se considera que lo relevante no es estar estrictamente bajo la copa del árbol sino estar cerca de él; ver CAPÍTULO 3). Según los muestreos hechos durante el Experimento 1 (que utiliza condiciones naturales contrastantes) y según lo que ya sabíamos previamente sobre este sistema (ver CAPÍTULO 1), la cobertura arbórea resulta un buen indicador de la abundancia de semillas comestibles por el chingolo. Su utilización como clave, fijada evolutiva o comportamentalmente, podría ser el motivo de que se use para guiar la elección inicial. Sin embargo, la presencia de mantillo sobre el suelo es un mejor predictor de la abundancia de semillas a escalas pequeñas en este ambiente (e.g., Marone & al. 2004, ver CAPÍTULO 1) pero los resultados del Experimento 3 muestran que no es guía la elección inicial del sitio de alimentación (aunque tampoco es evitado, ver más adelante). El uso de la cobertura de algarrobo como clave de la abundancia de semillas permitiría explicar solo el hecho de que las aves usen los sitios *debajo* de la copa del algarrobo, pero no que prefieran sitios *cercanos* al árbol, donde la abundancia de semillas puede ser muy baja, tal como se observó en los capítulos anteriores (alternativas indistinguibles en el diseño de estos experimentos). A una escala algo mayor, en el CAPÍTULO 2 prácticamente no se observaron aves granívoras alimentándose a más de 4 m de un árbol, y en el CAPÍTULO 3 se encontró una preferencia durante todo el año (pero más marcada en primavera-verano) por los sitios cercanos (en el rango de 5–10 m) a los árboles altos. A una escala aún mayor, Marone & al. (1997) encontraron una asociación entre la densidad de granívoros y la cantidad de árboles en el ambiente (algarrobal versus jarillal) en verano (pero no en invierno). Pero hay otros mecanismos relacionados con la cobertura o menor distancia al algarrobo que podrían estar involucrados y explicar mejor la preferencia por alimentarse cerca de los árboles (altos). Los árboles pueden resultar “atractivos” si son percibidos como un sitio de refugio o un sitio asociado con un menor riesgo de predación. Esto se menciona para varias especies de aves en la bibliografía (e.g., Pulliam & Mills 1977, Schneider 1984, Schluter 1988, Lima 1990) y estaría de acuerdo con algunas de las observaciones realizadas en esta serie de experimentos y, especialmente, en los CAPÍTULOS 2 y 3. Durante estos experimentos se observó que la mayoría de los individuos se dirigía al sector más cercano al árbol al ser liberados, lo que en varios casos produjo un sesgo hacia el sector cubierto en el período pre-alimentación. La

liberación dentro del aviario podría ser el momento de mayor *stress* durante las experiencias, en el cual los individuos buscarían un refugio desde el que evaluar el riesgo en las inmediaciones (Sih 1992). La tendencia a permanecer alimentándose cerca del árbol se relajaba con el tiempo (en el EXPERIMENTO 3 y, más drásticamente dada la baja disponibilidad de semillas, en el EXPERIMENTO 2).

Otros factores que difieren entre los micrositios en estas experiencias parecen tener una importancia secundaria o marginal. La temperatura alta (>35-40 °C) parece disminuir la actividad de alimentación en general, algo consistente con el resultado de la PARTE IV del CAPÍTULO 3. Quizás este factor pueda favorecer el uso relativo de micrositios bajo o cerca de cobertura leñosa en las pocas horas en que las diferencias de temperaturas entre sectores son altas. Sin embargo, esa causa no es necesaria ni suficiente para explicar la selección por los sitios cubiertos y con mantillo (e.g., en invierno también se observó el mismo patrón).

En condiciones experimentales, la eficiencia en la extracción de semillas por aves granívoras es mayor en el suelo desnudo que en el mantillo u otro sustrato complejo (Nystrand & Granström 1997, Whittingham & Markland 2002, Cueto & al., datos no publicados) pero en estos experimentos eso no parece tener mucha relevancia (o, si la tiene, está subordinada a las otras diferencias entre los micrositios): los chingolos no evitaron el sector con mantillo (excepto a posteriori de encontrar que tenía muy pocas semillas en el Experimento 2). En el Experimento 3, donde las ofertas de semillas eran similares, no mostraron una preferencia por el sector sin mantillo a pesar de haber comenzado por explorar ese sector para alimentarse. Si bien estas experiencias no fueron diseñadas para evaluar la eficiencia de alimentación en cada lugar (e.g., en la mayor parte de las secuencias no es posible observar el éxito de un picoteo al suelo, las semillas son diferentes, no se determinaron sus cantidades ni calidades y no todas exigen un “manipuleo” antes de ser ingeridas), la tasa de picoteos dentro de los períodos de alimentación no mostró diferencias importantes entre sectores o entre diferentes condiciones ensayadas en los distintos experimentos. Aunque no es evidencia concluyente, esto sugiere que la cantidad de semillas extraídas de cada sector estuvo en relación con el tiempo de alimentación tal como fue definido, o al menos que esa distinción (tiempo de alimentación vs. número de semillas obtenidas) no sería capaz de cambiar la interpretación de los resultados.

Hay que tener en cuenta que, si bien están en relación con otros resultados ya encontrados, los resultados de estos experimentos pueden ser particulares de la especie estudiada. Si bien *Z. capensis* es seguramente el principal granívoro posdispersivo en otoño e invierno, hay otras especies importantes que podrían mostrar preferencias o uso de claves diferentes. En particular, la habilidad de *Z. capensis* de rascar el suelo le permite

desenterrar semillas cubiertas por mantillo, que otras aves no son capaces de encontrar, o que pueden extraer con menor eficiencia (Cueto & al., datos no publicados). Esto puede darle a esta especie una habilidad particular para explotar los parches con mantillo, con una oferta mayor de semillas, y por eso no muestran preferencias entre micrositios en función del mantillo. La variación entre especies de granívoros en su aptitud para rascar el suelo ya ha sido reportada en otros ensambles de aves (Whalen & Watts 2000).

En resumen, los chingolos, que pueden buscar y comer semillas que están asociadas al mantillo, prefieren los sitios cubiertos (lo que no es sorprendente pues allí hay, en promedio y en la mayoría de los casos, más semillas), pero tienen la capacidad de evaluar la cantidad de alimento y desplazarse, cambiando de sector, si encuentran pocas semillas. Los chingolos parecen poder evaluar en forma rápida la disponibilidad de alimento en un sitio y así elegir el sitio donde alimentarse. Si bien hay otros factores que, directamente o por su utilidad como claves, influyen su preferencia inicial (la cercanía a la cobertura arbórea), los chingolos parecen tener pocas restricciones absolutas en su uso de sitios de alimentación a esta escala. Este tipo de respuestas por parte de los chingolos, donde la exploración y la evaluación tienen los roles más relevantes, les permitirían explotar parches ricos aunque estén en áreas que en promedio (o en general) son más pobres. Por ejemplo, puede explicar la gran caída otoño-invernal en la abundancia de semillas acumuladas en pequeñas depresiones naturales ubicadas en micrositios de suelo desnudo (Marone & al. 2004), o permite predecir la extracción de semillas de alrededor de gramíneas en estado fenológico apropiado aunque estén ubicadas en micrositios sin cobertura leñosa y sin mantillo. Hay evidencia de que *Z. capensis* cambia su dieta dependiendo de la producción de distintas semillas: en los años donde la producción de semillas preferidas es baja (cuando se acumulan varios años de pocas precipitaciones), su dieta pasa a estar mayoritariamente dominada por las semillas “subóptimas” (Marone & al., datos no publicados). Esto es lo que se espera de un consumidor generalista. Pero dado que esas semillas subóptimas se encuentran típicamente en micrositios contrastantes (*Chenopodium papulosum* casi exclusivamente bajo árboles, *Sporobolus cryptandrus* predomina en los micrositios expuestos) eso también da una idea de que el uso del espacio es generalista, o como mínimo, plástico. Esta plasticidad tiene implicancias sobre los efectos que los granívoros ejercerían sobre los bancos de semillas y, potencialmente, sobre la distribución espacial y composición del estrato herbáceo, que se discutirán, en forma integrada con los otros resultados, en el CAPÍTULO 5.

Acerca del diseño experimental

Cuando el interés está centrado exclusivamente en las capacidades de respuesta del consumidor, resulta

conveniente hacer experimentos donde el control de las variables sea máximo, ofreciendo condiciones ambientales totalmente homogéneas excepto por la variable de interés. Por ejemplo, ofrecer semillas de distinto especie para estudiar preferencias o tiempos de manipuleo en un entorno constante y homogéneo (e.g., Pulliam 1985, Nystrand & Granström 1997, Cueto & al. 2001, en prensa). Cuando el interés principal está en el efecto sobre la presa o recurso (e.g., las semillas), en cambio, usualmente se recurre a experimentos a campo, donde no hay un control sobre los consumidores o demás variables, que se presume que actuarán con sus características “normales” (e.g., abundancia, intensidad, frecuencia). Por ejemplo, los estudios de banco de semillas o establecimiento de plantas usando pequeñas clausuras para evaluar los efectos del consumo (e.g., Reichman 1979, Edwards & Crawley 1999, Veech 2000, Anderson & MacMahon 2001, Marone & al., datos no publicados). La lógica propia del control experimental implica una restricción en la capacidad de extrapolar los resultados a la situación en la naturaleza (Petraitis 1998), pero es posible desarrollar estrategias para aumentar el realismo de los experimentos y así disminuir esa brecha entre los resultados experimentales y las inferencias deseadas. Una de ellas es la de utilizar valores realistas de los factores causales hipotéticos (Petraitis 1998); otra, es abarcar la variabilidad natural en lugar de coartarla (Polis & al. 1998). En esta serie de experimentos se intentó una aproximación mixta y algo heterodoxa, ya que el interés no está restringido a un único foco sino que está puesto en la interacción en sí. El control experimental típico de la primera aproximación (buscando control y rigurosidad) se siguió en cuanto al aislamiento de los individuos y las observaciones focales sobre su respuesta a las condiciones presentadas. Pero esas condiciones, de acuerdo a la segunda aproximación (buscando realismo y generalidad), no se fijaron sino que se presentaron en la manera en que se presentan naturalmente, abarcando la heterogeneidad usual que se encuentra a campo. Se buscó un contraste de micrositios adyacentes que ocurriesen en forma muy frecuente (prácticamente alrededor de cualquier algarrobo del algarrobal) y que tuviesen características relativamente predecibles para poder generar las predicciones derivadas de una serie de hipótesis acerca de los mecanismos relevantes en la selección de sitios de alimentación por las aves. Las condiciones en esos micrositios (e.g., la abundancia de semillas) no se fijaron ni se modificaron sino que se estudiaron simultáneamente para confirmar las predicciones (Experimento 1). Por otro lado, las aves no fueron seleccionadas (excepto por la especie) para abarcar la variabilidad entre individuos; fueron capturadas y utilizadas lo antes posible, sin entrenamiento o un ayuno prolongado, para que la respuesta observada sea comparable a la de una situación cotidiana y

muestre la mayor carga posible de la experiencia pasada de los individuos⁶. El planteo es el de una etapa algo más rigurosa y experimental de una pregunta de nivel ecológico-comunitario (i.e., continuación del trabajo previo) y no, en cambio, un intento de contestar con precisión una pregunta fisiológico-comportamental: no se busca forzar un contraste de condiciones para poner a prueba lo que puede o no puede hacer el individuo experimental (e.g., Getty & Pulliam 1993), sino tratar de reproducir en forma controlada lo que normalmente haría. Así se puede (1) lograr elementos para interpretar los patrones obtenidos con otras técnicas a campo, (2) poner a prueba los supuestos usados para derivar la predicción de cada hipótesis, usando los mismos argumentos que se utilizarán para dar significado a los resultados obtenidos, (3) poner a prueba los razonamientos a los que se está recurriendo para explicar esos patrones y (4) explorar las limitaciones de las extrapolaciones posibles. De esta manera se puede estudiar la respuesta del consumidor manteniendo al rango de situaciones de interacción recurso-consumidor que se presentan naturalmente en el campo (tanto las dadas por el consumidor como las dadas por el recurso o las condiciones ambientales) como espacio de inferencia de las conclusiones obtenidas⁷. Podría argumentarse que con este diseño se pierde capacidad de encontrar resultados significativos (e.g., baja la potencia de las pruebas estadísticas por incluir mucho “ruido”), pero por otro lado no se disminuye irremediamente el espacio de inferencia de las conclusiones alcanzadas (se incluye todo el “ruido” que existe en el universo al que se pretende extrapolar los resultados). Si la heterogeneidad es demasiada frente a la intensidad del patrón de respuesta (e.g., en distintos pares algarrobo-suelo desnudo las condiciones son tan diferentes que la respuesta de los chingolos, aún cuando está determinada por una única causa fuerte, es heterogénea) lo que se pretende es conservar la capacidad de encontrar que no hay una respuesta detectable (i.e., la “señal” no es distinguible en el “ruido”) y, por lo tanto, que no se espera un patrón a campo a partir de la acción de ese mecanismo. Una aproximación similar, múltiple, iterativa y complementaria puede encontrarse en la serie de trabajos de Repasky y Schluter (Repasky & Schluter 1994, 1996, Repasky 1996), en ese caso para intentar explicar las distribuciones disjuntas de un grupo de especies de aves a lo largo de un gradiente altitudinal.

⁶ Nótese que esto es lo opuesto a lo que, por ejemplo, propone Pyke (1984) para poner a prueba las predicciones de la teoría de forrajeo óptimo en experiencias de laboratorio.

⁷ La capacidad de extrapolación a la situación usual es más directa aunque, por supuesto, no está exenta de supuestos e hipótesis accesorias, como que el confinamiento de las aves no afecta irreversiblemente sus respuestas frente a las condiciones presentadas.

Capítulo 5

INTEGRACIÓN DE LOS RESULTADOS, DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

En el planteo de esta tesis se postuló que la abundancia de las semillas en el suelo (alimento) estaría relacionada, como causa o como consecuencia, con el uso selectivo del espacio por las aves granívoras. Dadas las diferencias importantes en la abundancia de semillas a escalas pequeñas (e.g., un metro) en asociación con la estructura de la vegetación, es esperable que las aves usen el algarrobal para alimentarse en forma selectiva, y que ese uso selectivo afecte diferencialmente a las semillas. Pero la abundancia del alimento puede no ser la única causa, ni la más importante, que determina la ocupación del espacio por un organismo. Las variables relevantes pueden afectar el uso del espacio en forma excluyente e independiente (cuando un único factor condiciona al resto), pero también a través de compromisos (*trade-off*) entre varias de ellas, a una misma o a distintas escalas. Por ejemplo, la selección de sitios puede estar dada por un compromiso entre el beneficio por la disponibilidad de alimento y los costos por riesgo de predación, agresión interespecífica o termorregulación (Kotler 1984, Lima & al. 1987, Brown 1989, Abramsky & al. 2001, Butler & al. 2005).

Debido a que la importancia de algunas de esas causas dependen de la escala, o resultan especie-específicas, jerárquicas o interactuantes, los patrones de ocupación del espacio a campo y a escalas pequeñas (vinculadas a movimientos cotidianos de los organismos; Jaenike & Holt 1991) pueden no ser muy marcados, o no ser fáciles de detectar comparándolos con lo esperado por azar. En estas condiciones, la interpretación del proceso selectivo no es obvia, y la detección de la “señal” (causas principales) dentro del “ruido” se hace más difícil y dependiente de los supuestos e hipótesis accesorias que implica cada técnica de estudio de los patrones de uso. Por esto es imprescindible analizarlos con varias técnicas que ofrezcan la oportunidad de corroborar la robustez de sus resultados antes de intentar integrarlos (o sea, de conseguir una explicación), revisando los supuestos o hipótesis auxiliares que puedan ponerse a prueba (Marone & al. 2000b). A lo largo de este trabajo se utilizaron distintos enfoques y técnicas para estudiar el uso de los sitios de alimentación por las aves granívoras, con el

objeto de obtener información relacionada (complementaria o redundante) a partir de técnicas que involucraban supuestos o preguntas algo diferentes (ver CAPÍTULO 1). Además de para enfatizar que la evaluación de los patrones de uso del espacio dependen de la escala de análisis y de la técnica empleada, la comparación de los resultados de distintos análisis (técnicas de observación y experimentales, análisis estratificados y cambios de extensión de los análisis, análisis de autocorrelación espacial y agregamiento del consumo, manipulación de variables relevantes) y la puesta a prueba de sus supuestos (e.g., registro de huellas, contrastación de las propiedades de categorías preestablecidas) y de las predicciones de nuevas hipótesis generadas (e.g., modelo de agregamiento en función a los árboles altos, efecto de la termorregulación) se pusieron al servicio del objetivo central planteado al inicio de este trabajo: estudiar la relación entre la abundancia de semillas a escalas pequeñas y el uso del espacio por las aves que las consumen.

Este último capítulo empezará, por lo tanto, describiendo en forma resumida el uso de sitios de alimentación por las aves en el algarrobal a partir de distintos enfoques, comparando e integrando los resultados obtenidos. Al comenzar este trabajo se propuso dividir el análisis de la relación entre aves granívoras (consumidores) y semillas (productores) en dos aspectos con causas y consecuencias espaciales: la influencia de las semillas sobre las aves (efectos “desde abajo” o *bottom-up*) y la de estas últimas sobre las semillas (efectos “desde arriba” o *top-down*). A continuación, entonces, se revisará la evidencia acumulada sobre ambos tipos de efectos: se evaluarán los patrones de uso del espacio por las aves en función de la variación espacio-temporal de las semillas, así como la evidencia disponible para evaluar las posibles consecuencias del uso de sitios de alimentación sobre las semillas. Luego se revisará la evidencia acerca de otros factores que estarían afectando el uso del espacio, y las consecuencias de lo encontrado sobre los estudios de dieta y sobre los intentos de modelado de uso del espacio en función de factores interactuantes. Finalmente se formularán un grupo de conclusiones en forma resumida.

USO DEL ESPACIO POR LAS AVES GRANÍVORAS PARA ALIMENTARSE: INTEGRACIÓN DE LA EVIDENCIA

No hay una definición simple del patrón de uso del espacio por las aves granívoras para alimentarse. Los patrones detectados resultan más o menos selectivos dependiendo de la escala, del nivel de análisis, de la época del año y de las características de las especies consideradas.

El patrón selectivo más claro respecto a la estructura de la vegetación está asociado con dimensiones en un rango de entre 5 y 20 m. En el CAPÍTULO 2 las aves granívoras hicieron un uso restringido del espacio dentro del algarrobal a escala de mesosítio (10 m de radio), evitando los sectores con menor cobertura de la vegetación y alejados de los árboles. Se observaron muy pocas aves alimentándose a más de 4 m de un árbol. Este resultado es válido para el gremio en general y para cada una de sus principales especies. Por otra parte, los patrones espaciales de remoción de semillas desde el suelo analizados en el CAPÍTULO 3 resultaron autocorrelacionados positivamente: los dispositivos de oferta “vecinos” (a 5–7 m de distancia) recibieron un uso más similar que lo esperado por azar. Esa autocorrelación espacial estuvo dada, corroborando lo encontrado en el CAPÍTULO 2, por una tendencia de las aves a evitar aquellos sitios alejados de los árboles altos, especialmente en primavera y verano. De hecho, cada grilla mantuvo un nivel de uso relativo a lo largo de todo el año (i.e., con fluctuaciones paralelas), correlacionado positivamente con la densidad de árboles. Dado que la presencia de árboles es la principal diferencia estructural entre el algarrobal y el jarillal y que la tendencia a no usar los sitios alejados de los árboles altos es más marcada en la época estival, este mismo nivel de selección puede explicar los resultados de mayor abundancia de aves granívoras en el algarrobal en verano (pero no en invierno) encontrados por Marone & al. (1997).

A escala de microsítio, en cambio, los patrones son menos claros. En primer lugar, dependen del tipo de consumo: si se trata de semillas tomadas desde la planta (predispersivo) o desde el suelo (posdispersivo). El patrón selectivo más marcado corresponde al uso del espacio para consumo predispersivo, que está sesgado a aquellos microsítios con mayor cobertura de arbustos y gramíneas. Pero como la proporción de ese tipo de consumo depende de la especie de ave, de la época del año y de la interacción (especie \times época: la importancia relativa de cada especie en el gremio granívoro varía a lo largo del año por movimientos migratorios y cambios de dieta), los patrones evaluados a nivel gremial no son sencillos de interpretar, pues reflejan una mezcla temporalmente variable de procesos selectivos diferentes. Un análisis global que no hubiese tenido en cuenta estas variaciones hubiese llevado a errores de interpretación de la relación entre el uso del espacio por las aves y las semillas (ver abajo). Los patrones de uso (selectivo) pueden dejar de ser evidencia confiable

del proceso de selección al agrupar datos de uso y disponibilidad provenientes de lugares, tiempos u organismos heterogéneos (Wiens 1985a, Schooley 1994).

En el caso del consumo posdispersivo, las aves granívoras parecen explorar los microsítios de todas las características estructurales–florísticas disponibles. La observación directa de los animales alimentándose (CAPÍTULO 2) no produjo evidencia de un uso sesgado de microsítios, excepto probablemente la evitación de aquellos con una muy alta cobertura leñosa baja. En cambio, la probabilidad de remoción de las semillas ofrecidas (CAPÍTULO 3) no fue homogénea. Aún cuando la variabilidad de las características de los microsítios usados por las aves es similar a la que se puede obtener por azar, los microsítios usados mostraron menor cobertura de arbustos, mantillo y gramíneas. Los resultados obtenidos con las dos técnicas no necesariamente son contradictorios, sino que son compatibles y complementarios. La técnica empleada en el CAPÍTULO 2 supone que la probabilidad de detectar a un individuo alimentándose está en relación directa con el tiempo que pasa en sitios de distintas características; un observador buscando azarosamente obtendría más observaciones allí donde las aves pasan más tiempo. La técnica usada en el CAPÍTULO 3, en cambio, es adecuada para detectar los microsítios que están siendo explorados para alimentarse, pero no necesariamente para estimar cuánto están siendo explotados. Probablemente la semilla ofrecida sea removida rápidamente cuando un pájaro explora el sitio para evaluar qué disponibilidad de alimento tiene y decidir si seguir explotándolo. Esta característica del diseño experimental podría denominarse “efecto trampa”, ya que es similar a lo que sucede en los intentos de caracterizar el uso del espacio de ciertos animales (e.g., mamíferos nocturnos) o la dispersión de semillas mediante los registros de capturas en trampas. Thompson (1982) encontró que sus inferencias sobre el uso del espacio de una especie de ratón eran diferentes si la basaba en las capturas en trampas y si observaba a los individuos moviéndose: los ratones eran frecuentemente capturados en las áreas abiertas donde, sin embargo, permanecían poco tiempo. Los resultados de los CAPÍTULOS 2 y 3 son compatibles si las aves que buscan semillas en el suelo exploran más frecuentemente los sitios sin cobertura de mantillo ni vegetación pero emplean algo más de tiempo explorando o explotando los sitios cubiertos; los resultados de los experimentos con chingolos (*Zonotrichia capensis*) en aviarios (CAPÍTULO 4) están de acuerdo con que los individuos pasan más tiempo en los sitios donde hay más semillas¹. En la próxima sección se explora la relación entre este

¹ Además de los posibles sesgos de cada técnica, mencionados en cada capítulo, una posibilidad es que la diferencia entre los resultados de los CAPÍTULOS 2 y 3 sea de índole estadístico: el menor número de observaciones directas no permite detectar el sesgo espacial que sí se detecta con la experiencia de copitas, con mayor potencia.

comportamiento y la abundancia de semillas. Ambas técnicas coinciden, de todas maneras, en que las aves granívoras usaron prácticamente todo el rango de microsítios disponibles para alimentarse desde el suelo. Los resultados de los experimentos en aviarios (CAPÍTULO 4) tampoco muestran una clara restricción del sitio de alimentación correlacionada con la cobertura de la vegetación. Si bien en la experiencia con las condiciones habituales de dos microsítios adyacentes contrastantes (bajo árbol y suelo desnudo, Experimento 1) la elección de los chingolos fue muy marcada hacia el sitio cubierto, con mantillo y más cercano al árbol, las experiencias siguientes mostraron que se trata de una decisión sumamente plástica ante cambios en las condiciones. Algunas de esas condiciones posteriores ensayadas son más similares a las de otros microsítios no tan extremos (e.g., abundancias de semillas intermedias). Si a esto se agregan otros efectos que pueden influir en condiciones de campo, que ese experimento no considera (e.g., interacciones intra e interespecíficas), es fácil imaginar el escenario donde todos los tipos de microsítio resulten usados o usables dependiendo de las condiciones.

El uso del espacio por las aves parece ser relativamente jerárquico. Evidencia de ello es que la importancia de los factores identificados en cada escala (características estructurales a escala de microsítio y distancias a los árboles altos a una escala mayor) es dependiente de las características de la parcela en que se las evalúe (i.e., de la definición de disponibilidad). La importancia relativa de la cercanía a los árboles altos es mayor cuanto más heterogéneas son esas distancias en el área que se considera disponible; en parcelas relativamente homogéneas aumenta la importancia de las características identificadas a escala de microsítio (PARTE III del CAPÍTULO 3). Resulta relevante evaluar si hay causas jerárquicamente superiores que determinen cuál será el área explorada o el orden o prioridad de exploración de los potenciales sitios de alimentación pues esto redefiniría el patrón esperado por azar a escala subordinadas. Las conclusiones alcanzadas acerca de la selección a escalas mayores en relación a los árboles altos a partir del examen de resultados diversos permitieron confirmar que no es necesario cambiar la medida de disponibilidad para evaluar la selección a escala de microsítio. Esto se debe a que las características estructurales son relativamente independientes entre escalas: no hay una autocorrelación espacial significativa de las características más importantes de la cobertura de la vegetación a escala de microsítio (microsítios ubicados a solo 5 m resultan independientes entre sí), ni hay una correlación entre la distancia a los árboles altos y esas mismas características (excepto por la relación trivial de que aquellos microsítios debajo de árboles altos tienen cierta cobertura arbórea). En definitiva, los resultados evaluados a escala de microsítio son válidos aún luego de reconocer la importancia de los árboles altos, asociada una escala espacial mayor.

LA RELACIÓN ENTRE EL USO DEL ESPACIO Y LA ABUNDANCIA DE SEMILLAS

El uso del espacio por las aves para alimentarse parece estar más relacionado con las distancias a la vegetación que con su cobertura horizontal en un área determinada. Por el contrario, la información disponible sobre la heterogeneidad del banco de semillas está basada en una categorización a priori del algarrobal en función de la cobertura horizontal de los principales estratos de vegetación (ver LAS SEMILLAS en CAPÍTULO 1). Los criterios de caracterización del espacio por coberturas horizontales y por distancias a los estratos de vegetación están relacionados, pero la intensidad de ese vínculo depende, precisamente, del rango de distancias en el que se estimen las coberturas. A escala de microsítio ambas descripciones resultan similares (ver e.g., TABLA 3.3), por lo que es válido interpretar a la abundancia de semillas de una u otra manera (por ejemplo, se espera una alta abundancia de semillas en un microsítio con cobertura leñosa o en un punto a pocos centímetros de la cobertura leñosa). La heterogeneidad de semillas descrita a escala de microsítio también pudo haberse registrado teniendo en cuenta la distancia a la vegetación, sin necesidad de una categorización previa (comparar TABLAS 3.3 y 3.5 y FIGURA 3.4). A escalas mayores (e.g., mesosítio), en cambio, no tenemos información de cómo varía la disponibilidad de semillas en el banco de suelo, aunque algunas evidencias apuntan a que esa variación no sería demasiado importante (ver DISCUSIÓN en el CAPÍTULO 3).

Las semillas influyendo a las aves: efecto espacial "desde abajo"

Las variaciones espacio-temporales de las semillas pueden promover un cierto ajuste (local) del comportamiento de las aves. Ese comportamiento ajustado puede ser más o menos fijo, desde una imagen innata que apela a claves ambientales fijada por selección natural hasta una plasticidad máxima asociada a un mecanismo de evaluación instantáneo del recurso, pasando por situaciones intermedias como una imagen adquirida o influida socialmente (e.g., por imitación o aprendizaje: Cadieu & al. 1995, Galef & Giraldeau 2001). Por ejemplo, las aves podrían elegir los sitios con mantillo, que usualmente contienen más semillas, por la presencia del mantillo en sí, actuando como "clave", o a través de la evaluación de la cantidad de semillas en forma directa². El uso de claves ambientales para elegir los sitios de alimentación depende, eso sí, de que la relación espacial entre alimento y clave sea "confiable" en el ambiente.

² De la misma manera se interpretan otras respuestas, como la del riesgo de predación, ya que los organismos no evaluarían solo el riesgo inmediato (e.g., la probabilidad de ataque efectivo de un predador dada su presencia) sino claves que les permitirían presumir a un sitio como más o menos seguro.

Se ha propuesto que en los ambientes variables o cambiantes, como los desiertos, las aves granívoras se mueven para buscar y aprovechar parches de alta densidad de semillas (Raitt & Pimm 1976, Cody 1985a, Thompson & al. 1991, Dean & Milton 2001), aunque no siempre se especifica cómo se supone que las aves determinan el destino de sus movimientos. El “consumidor omnisciente” debería moverse hacia los sitios de mayor abundancia de alimento, explotándolos totalmente o hasta un cierto nivel (e.g., en relación a la oferta en el resto del ambiente como predicen los modelos basados en el valor marginal) antes de abandonarlos para desplazarse hacia otro “hot spot”. Lo mismo podría esperarse si el consumidor tuviese claves remotas de la abundancia del alimento, como la ocurrencia de precipitaciones locales que desencadenan un evento de producción de semillas (escala grande) o la cobertura de la vegetación y la presencia de mantillo (escala pequeña). En este caso el ave, usando claves confiables para decidir el destino de sus movimientos, usaría el espacio de acuerdo con la abundancia de alimento. Como el banco de semillas a escala de micrositio es muy heterogéneo y está asociado con claves dadas por la vegetación (ver CAPÍTULO 1), el patrón esperado es el de un uso concentrado en los micrositios con mayor chance de superar un cierto umbral de “rentabilidad”, dejando los más “pobres” sin ser usados. Pero el consumidor que no dispone de claves “remotas” (porque no existen, porque no son confiables o porque no las puede percibir o interpretar) deberá evaluar la abundancia de alimento en cada sitio potencial para entonces decidir si explotarlo. Para ello, el consumidor debe llegar al sitio y comenzar a buscar alimento, probablemente consumiendo el que vaya encontrando, hasta decidir (mientras decide) si permanecerá más tiempo o no. La predicción entonces sería que las aves deben visitar todos los parches y explotarlos hasta un cierto punto, en función de su rendimiento (o la integración de costos y beneficios de esa actividad en ese sitio) respecto a las condiciones del resto del ambiente. Esto es análogo a la diferencia clásica en los modelos dentro de la teoría de forrajeo óptimo: los modelos de elección de presa (*prey-choice*) y de elección de parche (*patch-choice*) (Schluter 1982, Stephens & Krebs 1986, Morrison & al. 1992). Si bien esos modelos se han empleado típicamente para evaluar la dieta y el uso del espacio, respectivamente (y de allí su nombre), la principal diferencia entre ellos es el tipo de decisión que plantean relevante para el organismo. En el primero la decisión es si incorporar (usar) o no un ítem de calidad conocida y reconocimiento inmediato; en el segundo, cuánto explotar cada sitio al que se arriba al azar³.

³ En su revisión, Pyke (1984) consideró ambas decisiones a la escala de parches, aunque en categorías diferentes: (1) la elección de parches, análoga al caso de selección de ítems en la dieta, y (2) la regla para abandonar un parche en función de sus características, relacionada con su explotación. Stephens & Krebs (1986:32) proponen un modelo donde integran ambas decisiones a la escala de parche.

Por lo tanto la abundancia de las semillas podría influir dos aspectos diferentes del uso del espacio de alimentación: (1) dónde buscar el alimento, y (2) dónde pasar más tiempo alimentándose y consumir más semillas. Las predicciones de efectos espaciales “desde abajo” son ligeramente diferentes. En el primer caso, el patrón esperado es que existen micrositios usados y no usados de acuerdo a su calidad, pero eso no involucra (necesariamente) una predicción acerca de la cantidad de semillas consumidas o el tiempo que será explotado cada sitio (i.e., las predicciones típicas de los modelos de selección de parches). Esta predicción se evalúa más adecuadamente con la técnica usada en el CAPÍTULO 3, donde la remoción de una única semilla indica que el sitio fue explorado como sitio de alimentación (i.e., hace foco en la probabilidad de que al menos una semilla sea encontrada; Hulme & Hunt 1999). En el segundo caso, la predicción responde a lo que se pone a prueba con la técnica del CAPÍTULO 2, donde la probabilidad de ver a un individuo alimentándose en un sitio sería proporcional a la cantidad de tiempo que se alimenta en ese lugar, lo que, a su vez, estaría correlacionado con la cantidad de semillas que extrae⁴.

Otro aspecto importante de la influencia de la disponibilidad de semillas sobre el uso del espacio por el gremio de aves granívoras es el dado por la fenología. La proporción de observaciones de consumo pre y posdispersivo de semillas en cada estación siguió lo esperado de acuerdo a la variabilidad temporal de la oferta de semillas en las plantas y en el suelo. El gremio, evaluado como un todo, parece “rastrear” esos cambios fenológicos. Al diferir el uso del espacio según el tipo de consumo, también resulta cambiante según la fenología: cuando las semillas están sobre las plantas prevalece un uso sesgado del espacio a escala de micrositio, mientras que luego de la dispersión primaria el uso es poco selectivo o incluso sesgado en sentido contrario. Sin embargo no es que cambie la selección del uso del espacio de todos los individuos granívoros en forma homogénea, sino que cambian las importancias relativas dentro del gremio granívoro de especies que difieren en su uso de micrositios (ver CAPÍTULO 2)⁵. El reconocimiento de que las aves consumen semillas tanto del suelo como desde las panojas hace necesario formular predicciones separadas para poder evaluar el efecto de la disponibilidad espacial de semillas, pues la oferta entre micrositios en cada una de esas condi-

⁴ Registrar un uso sesgado hacia determinadas características no necesariamente implica que existe un mecanismo de búsqueda dirigida; un consumidor que busque aleatoriamente también será observado con mayor frecuencia (si las observaciones son tomadas al azar) donde extrae más semillas o donde tarda más en buscarlas, porque allí pasa más tiempo.

⁵ Estos cambios se dan a través de cambios en sus abundancias y/o estrategias de alimentación, y podría ser evidencia de un efecto de la disponibilidad del recurso a través de una mezcla de lo que usualmente se denominan efectos numéricos y efectos funcionales.

ciones es diferente, y cambia estacionalmente (ver FIGURA 1.3, pág. 8). Las aves que se alimentan exclusiva o frecuentemente tomando las semillas directamente de las plantas (en especial las dos especies del género *Poospiza*) muestran una selección de micrositios con mayor cobertura de arbustos, mantillo y gramíneas, que están caracterizados por una abundancia intermedia de semillas totales pero una proporción alta de semillas de gramíneas en el suelo. Sin embargo, es poco probable que las aves estén alimentándose preferentemente allí desde las plantas debido a que hay muchas semillas de gramíneas en el suelo. La correlación del uso de los micrositios con el banco de semillas durante el consumo predispersivo es probablemente derivada de que ambos están afectados por la presencia de gramíneas adultas (fuente de semillas para el banco del suelo y para las aves). La abundancia en el banco de semillas del suelo no sería la causa (ni próxima ni última) del uso selectivo del espacio. La abundancia de semillas en el suelo sí sería directamente relevante cuando el consumo es posdispersivo (mayormente por *Zonotrichia capensis* y *Saltatricula multicolor*). Sin embargo, en ese caso los micrositios con bajas densidades de semillas no fueron evitados (CAPÍTULO 3), ni usados menos de lo esperado de acuerdo a su disponibilidad (CAPÍTULO 2). Incluso el sesgo en la exploración de micrositios fue contrario a lo esperado (CAPÍTULO 3): las semillas ofrecidas fueron removidas con mayor frecuencia en los sitios sin cobertura leñosa y sin gramíneas, que siempre tienen en promedio una menor abundancia de semillas. En suma, las aves no parecen estar usando el espacio a esta escala de acuerdo a la abundancia total de semillas presente en el banco del suelo: no están explorando ni explotando preferentemente los micrositios con mayor abundancia promedio de semillas totales o comestibles.

Podría ocurrir que el efecto de las semillas sobre las aves esté dado por la composición del banco de semillas (y no por su abundancia total, como se analizó hasta ahora) si las aves usaran el espacio de acuerdo a la disponibilidad absoluta o relativa de solo algunas especies de semillas. Por ejemplo, si eligieran los sitios de alimentación solo en función de la abundancia de las semillas preferidas (i.e., las de gramíneas medianas-grandes) se espera que utilicen preferentemente los sitios cercanos a gramíneas durante la época de dispersión primaria y que vayan usando preferentemente los sitios cubiertos progresivamente hacia la primavera. Sin embargo, el uso más o menos generalizado del espacio para alimentarse desde el suelo, la consistencia a lo largo del año de los sesgos encontrados y la influencia de otros factores como condicionantes del uso del espacio a escalas mayores no favorecen la hipótesis de que las aves estén usando el espacio en base a la búsqueda de ítems específicos.

Las aves no parecen estar usando el espacio en función de la heterogeneidad horizontal del banco de semillas. Sin embargo, el CAPÍTULO 4 permitió confirmar el supuesto de que al menos los chingolos efectivamente

evalúan la abundancia de semillas y modifican su conducta en relación con tal medición. Más aún, los resultados de ese capítulo indican que la abundancia de semillas es más importante que otros factores correlacionados o potencialmente restrictivos en la selección del micrositio de alimentación. ¿Por qué entonces los patrones a campo no se corresponden con las expectativas de que las aves usen (solo o preferentemente) los micrositios con más semillas? El resultado obtenido en el CAPÍTULO 4 también aporta evidencia, precisamente, de que las aves no tendrían un conocimiento previo de la oferta de alimento en cada lugar, sino que deben medirla. Por eso no es sorprendente que no haya “huecos” en su uso del espacio a escala de micrositio: si para saber si un sitio es adecuado para alimentarse debe llegarse hasta él y medirlo, entonces no se espera encontrar sitios sin explorar y sin semillas consumidas cuando las hubiese. Este es el mecanismo esperado si no hay claves (perceptibles a distancia) de la calidad de los sitios de alimentación. Más aun, la exploración de todos los micrositios puede ser justamente la estrategia óptima esperada si las “claves potenciales” no son “confiables”. Por ejemplo, cuando la calidad de los parches cambia frecuentemente los animales se verán beneficiados si toman muestras de su estado periódicamente (Krebs & Inman 1992)⁶. Cody (1985a) menciona que, para las aves migratorias en pastizales norteamericanos y dada la relación cambiante entre la productividad y la estructura, la estrategia más favorable sería una de selección flexible que evalúe las condiciones en cada sitio, pues la estructura como único criterio no sería una clave suficiente o un indicador confiable. Este planteo es aplicable a lo que sucede en algunos de los micrositios más conspicuos del algarrobal. Los que están ubicados bajo árboles tienen una alta cantidad de semillas de dicotiledóneas en forma relativamente constante. Los micrositios expuestos son más variables: por allí entran al banco del suelo la mayoría de las semillas de gramíneas mientras están dispersando, pero no permanecen mucho tiempo por la acción del viento y, probablemente, del consumo (ver más abajo). Los micrositios cubiertos ya explotados también cambian su calidad por el arribo de semillas de gramíneas desde los sitios expuestos movidas por el viento, por lo que también deberían ser periódicamente muestreados. La exploración preferencial de los sitios descubiertos no está correlacionada positivamente con la cantidad de semillas presentes en el banco de suelo, pero sí podría estarlo con la tasa de renovación del recurso, especialmente de las semillas de gramíneas. Esto concuerda con la conclusión de Marone & al. (1998b; ver también Price & Joyner 1997) de que los granívoros invernales están consumiendo las semillas

⁶ Por ejemplo, ante una opción constante de calidad media y una opción que varía periódicamente entre una calidad muy alta y una muy baja, la opción óptima sería alimentarse en la opción constante y relevar periódicamente el estado de la otra, para detectar y aprovechar los momentos de alta calidad (ver la Fig. 1 y las referencias en Krebs & Inman 1992).

“nuevas” o producidas recientemente, mientras se encuentran “en tránsito” (i.e., antes de finalizar la dispersión secundaria). Los micrositios expuestos no son sólo más variables temporalmente, sino entre sí. Las depresiones naturales en los sitios expuestos acumulan gran cantidad de semillas, especialmente de gramíneas, por dispersión secundaria durante otoño e invierno. Dos micrositios igualmente expuestos (i.e., no diferenciables por la estructura de la vegetación) pueden presentar los casos más extremos de densidad de semillas de gramíneas en el algarrobal dependiendo de si tienen o no una depresión natural⁷. La opción más adecuada para las aves podría ser, entonces, explorar los sitios expuestos buscando aquellos de mayor calidad, teniendo la opción de alimentarse en los cubiertos adyacentes si la disponibilidad de semillas en los primeros es muy baja. Los sitios expuestos, por no tener mantillo en la superficie, podrían incluso ser más fáciles de revisar (más rápido, con menos atención, o a mayor distancia). Cada “tipo” de micrositio tiene distintas calidades promedio, pero es su variabilidad (temporal y entre micrositios con las mismas características estructurales) lo que determinaría que la estrategia más adecuada sea la inspección (periódica) de distintos puntos del terreno. Bajo estas condiciones no sería esperable encontrar micrositios no explorados según su “tipología”; lo que podría cambiar con el tiempo sería el uso efectivo de cada sitio particular (i.e., la cantidad de semillas removidas) o su frecuencia de inspección. En la PARTE III del CAPÍTULO 3 se observó que la frecuencia de uso de distintos puntos del espacio no es azarosa (los puntos tendieron a ser o no usados repetidamente entre días consecutivos y entre experiencias estacionales) y que las características estructurales tuvieron cierta influencia sobre ello (FIGURA 3.17). Si a esto se suma la variabilidad generada por las diferencias entre los individuos (intra e interespecíficas) y por las escalas espaciales y temporales, ya no es razonable esperar evidencia de preferencias absolutas (“todonada”) bajo condiciones naturales. La exploración frecuente de todos los tipos de micrositio les da a las aves la capacidad de explotar aquellos (temporalmente) de alta calidad aún cuando las características de su vegetación estén asociadas con una menor calidad promedio.

Una limitación potencial de este trabajo para concluir sobre la poca importancia de la abundancia de semillas en el suelo sobre los patrones de uso del espacio por las aves es que se desarrolló mayormente en un período de precipitaciones anuales superiores al promedio histórico. Se espera que durante las sequías las interacciones aves-semillas sean más importantes en sus efectos poblacionales recíprocos. En años de buena producción de semillas su abundancia podría ser tal que no presentara restricciones importantes sobre

el uso del espacio, siendo otros factores más relevantes. Por otro lado, es en estas condiciones que se espera que las aves expresen sus preferencias espaciales, que deberían relajar cuando la producción es baja para poder satisfacer sus necesidades alimentarias (usando sitios subóptimos).

*Las aves influyendo a las semillas:
efecto espacial “desde arriba”*

Los estudios de banco de semillas se utilizan tanto para estimar el recurso disponible para los consumidores como para estudiar la regeneración potencial de la vegetación. Resulta un tanto obvio remarcar que toda planta adulta creció a partir de una semilla que no fue comida por un granívoro. La granivoría, como un caso particular de predación, puede afectar y estructurar las comunidades biológicas a través de su efecto directo sobre las especies de plantas. La mayor parte de las semillas llegará al suelo en las inmediaciones de donde son producidas por las plantas adultas (Chambers & MacMahon 1994, Nathan & Muller-Landau 2000) y, por ello, el resultado de la supervivencia del estado de semilla, junto a los factores que modifiquen su posterior desarrollo, tiene una potencial influencia directa sobre la disposición espacial de la abundancia de semillas de la generación siguiente (Wiens 1976, Hulme & Benkman 2002). La explotación preferencial de micrositios con más semillas por las aves provocaría una homogeneización de la abundancia de semillas en el ambiente, al menos a partir del momento en que finaliza la dispersión de semillas. Dado que la predación de semillas es continua, al medir el banco lo que se mide es el residuo de la predación que ya ha actuado (Smith & Rotenberry 1990). Encontrar un banco de semillas muy heterogéneo, al menos considerando las semillas comestibles un tiempo después de la dispersión primaria, es también un indicio de que el consumo no es proporcional a las abundancias de semillas, probablemente porque el espacio no está siendo utilizado en forma libre (a esa escala) por los granívoros.

Dentro del algarrobal los pájaros granívoros parecen capaces de extraer semillas de todos lados: de las plantas antes de la dispersión primaria, y luego del suelo, del mantillo y del suelo desnudo, con y sin cobertura de la vegetación. Así que, en primera instancia, las semillas no tienen un sitio donde se encuentran seguras, protegidas del consumo por aves. Más allá de los sesgos identificados, no se trata de aves que sólo buscan semillas allí donde estrictamente se cumplen dos reglas simples como una cierta distancia o una cierta cobertura: los patrones de uso del espacio por las aves tienen mucha variación respecto a cualquiera de las variables analizadas. Lo que podría llegar a descartarse como “ruido” bajo el objetivo de detectar las reglas que las aves puedan estar utilizando para seleccionar sus sitios de alimentación es fundamental frente al objetivo de detectar si existen sitios seguros para las semillas. Es decir, el foco en las aves granívoras lleva a

⁷ En otros desiertos también se obtuvo una mayor incidencia de muestras sin semillas en los micrositios expuestos, al mismo tiempo que las muestras con mayor cantidad y biomasa de semillas (Price & Reichman 1987).

interesarse por la media de la distribución pero el foco en las semillas lleva a interesarse por su varianza o rango. Como se vio en el CAPÍTULO 3, hay evidencia de que las aves “sesgan” en algún grado la media (o la mediana) de las características estructurales de sus sitios de alimentación respecto de los disponibles, pero no la hay de que reduzcan de la misma manera la variabilidad. El primer resultado general, nuevamente, es que no parece haber características de la estructura de la vegetación de los micrositios que impliquen que no serán utilizados.

Un segundo aspecto que enfatiza la variación de los patrones obtenidos es la escala temporal. Para analizar las consecuencias de la supervivencia de la semilla dispersada es irrelevante si no es encontrada durante varios días por estar en una ubicación poco favorable a las aves pero de todas maneras es consumida antes de llegar a la época de germinación como parte de ese “ruido”. Es recién al integrar los resultados de las experiencias estacionales de oferta (PARTE III del CAPÍTULO 3) que el ajuste de los modelos lineales es suficientemente bueno como para considerar la posibilidad de que existan ciertos puntos del espacio que las aves no explorarían frecuentemente y que, por lo tanto, podrían estar indicando una mayor probabilidad de supervivencia de las semillas allí ubicadas en un plazo relevante (para las semillas). La diferencia entre detectar patrones a largo plazo y “sólo ruido” a corto plazo también afecta los intentos de evaluar el éxito en términos adaptativos de diferentes estrategias de selección de hábitat a escalas menores que la vida reproductiva completa de un individuo (Clark & Shutler 1999).

Pero las aves no se distribuyen en el ambiente simplemente al azar para alimentarse. En consecuencia, la probabilidad de que una semilla sea consumida, aunque probablemente nunca llegue a cero (i.e., ausencia de sitios seguros), no es igual en todo el algarrobal. A escala de mesosito, es más baja en aquellos con menor cobertura de leñosas y de mantillo, particularmente en aquellos lugares alejados de los árboles altos. A escala de micrositio y antes de la dispersión primaria, las gramíneas cuyas panojas estén cerca de perchas (en general, ramas bajas de arbustos) tendrían mayor probabilidad de perder semillas que aquellas que se encuentran aisladas. En cambio, una vez dispersadas las semillas son vulnerables en todos los micrositios disponibles, aunque la probabilidad sería menor en aquellos con cobertura muy densa de arbustos y subarbustos cerca del suelo. En el caso del consumo posdispersivo, es evidente que hay una serie de factores actuando simultáneamente y a varias escalas para determinar el sitio de alimentación de un ave granívora. La exploración de los micrositios de alimentación estaría influenciada por los movimientos a partir de los árboles altos, produciendo un patrón relativamente permanente de áreas más y menos vulnerables en relación a la estructura de la vegetación. Dentro de esas áreas, el consumo de semillas individuales seguramente dependerá de

su detectabilidad, de sus características intrínsecas y de su distancia respecto a otras semillas. La vulnerabilidad de las semillas, entonces, estaría más vinculada con los desplazamientos de las aves a partir de un sitio central que con la oferta relativa de semillas entre micrositios. Esto haría a la presión de predación por las aves conceptualmente similar a la de las hormigas granívoras que buscan semillas preferentemente alrededor de los caminos de forrajeo troncales, cuya disposición está influida por la vegetación alrededor de la colonia, y provocan un patrón de remoción dependiente de la distancia a la colonia (Mull & MacMahon 1996, 1997, MacMahon & al. 2000, Anderson & MacMahon 2001)⁸.

La combinación de varios de los resultados de este trabajo con resultados previos sugiere que las aves granívoras tienen un efecto espacial relevante sobre su recurso. La predación predispersiva por aves (CAPÍTULO 2) es consistente con la menor entrada de semillas de gramíneas en zonas con cobertura leñosa que en las áreas descubiertas (Marone & al. 1998a) a pesar de que la cobertura de gramíneas adultas (y presuntamente la producción de semillas) es similar en ambos tipos de micrositio. El sesgo hacia la exploración más frecuente de los micrositios descubiertos durante la predación posdispersiva, leve pero encontrado en forma repetida durante las experiencias de remoción de semillas (CAPÍTULO 3), también apunta hacia un efecto “desde arriba” de las aves. Marone & al. (2004) reportaron que la distribución de las semillas de gramíneas en el banco del suelo se hace más homogénea a partir de su dispersión y hasta el verano siguiente, por su disminución más marcada en los microhábitats expuestos. Ese patrón puede resultar de la predación, ya que la redistribución por lluvias y viento no explicaría la marcada pérdida de semillas en los sitios donde esas fuerzas son débiles, como las depresiones naturales en las zonas descubiertas. La exploración generalizada de todos los tipos de micrositio (CAPÍTULO 3), sumado a la explotación preferencial de aquellos con más semillas (CAPÍTULO 4), favorece la hipótesis de que los puntos de alta concentración de semillas serán encontrados y explotados, tendiendo a homogeneizar el banco de semillas en el suelo.

Sin embargo, es complicado interpretar el patrón (heterogéneo) de semillas en el suelo como consecuencia de la remoción por las aves. El modelo es difícil de establecer con mayor precisión ya que: (1) las aves no resultan demasiado selectivas a escala de micrositio por lo que el sesgo producido en el banco sería pequeño, (2) hay evidencia de que, al menos las semillas de gramíneas, se mueven entre micrositios por dispersión secundaria (Marone & Milesi, datos no publicados), por lo que es esperable que su abundancia disminuya en los sitios sin cobertura y mantillo independientemente del consumo por aves, (3) no conocemos las

⁸ Obviamente las dimensiones espaciales asociadas a sus patrones de movimiento son diferentes, así como los mecanismos involucrados y seguramente el grado de plasticidad.

variaciones en la abundancia de semillas en función de las distancias a los árboles altos, una variable que pareció más relacionada con el uso de sitios de alimentación por las aves, (4) existe evidencia de que las semillas, a escala de todo el ambiente, no serían limitantes para las poblaciones de aves granívoras, al menos durante años de producción “normal” (Lopez de Casenave 2001). El patrón de uso del espacio encontrado a escala de micrositio favorece la hipótesis más compleja de que las semillas son desplazadas por el viento desde los sitios abiertos hacia aquellos cercanos donde quedan atrapadas entre el mantillo, debajo de cobertura leñosa o en pequeñas depresiones en áreas descubiertas, mientras que las aves las consumen tanto de unos como de otros. Esto es, las aves estarían consumiendo semillas tanto luego de su Fase I como de su Fase II de dispersión (*sensu* Chambers & MacMahon 1994). Los patrones encontrados refuerzan la conclusión de que las semillas preferidas por las aves tendrían un pasaje rápido, por uno u otro motivo, por las zonas de suelo desnudo, sin cobertura de la vegetación. Como se desarrolló más arriba, la exploración preferencial de los sitios descubiertos podría responder a la búsqueda de semillas de gramíneas “nuevas” o producidas durante la estación de crecimiento inmediatamente anterior (Price & Joyner 1997, Marone & al. 1998b). Para refinar este análisis sería necesario estimar las tasas de renovación y de pérdida de semillas en diferentes micrositos (Price & Joyner 1997), probablemente estratificando por la distancia a estructuras relevantes (e.g., árboles altos), y diferenciando la pérdida de semillas entre la remoción por granívoros y el movimiento (hacia otros sectores) por viento y agua.

LAS OTRAS POSIBLES CAUSAS DEL USO SELECTIVO DE SITIOS DE ALIMENTACIÓN

La abundancia del alimento no es lo único relevante al elegir un sitio de alimentación (e.g., Schneider 1984, Brown 1988, Nonacs & Dill 1990, Repasky & Schluter 1994, Repasky & Schluter 1996, Abramsky & al. 2001). Los sesgos en los patrones de uso del espacio en relación a la estructura de la vegetación, en particular la vegetación leñosa, parecen tener más relación con otros factores que con la abundancia de semillas.

El sesgo marcado hacia micrositos con cobertura de arbustos y gramíneas durante la predación predispersiva de semillas parece estar dado por una restricción en relación a la técnica de alimentación. Si bien varias de las especies de granívoros pueden tomar semillas desde las hierbas con otras técnicas (e.g., desde el suelo, saltando, pisando las panojas, perchadas sobre gramíneas) el patrón sesgado se obtiene pues la mayoría de las observaciones fueron de individuos de *Poospiza ornata* y *P. torquata* (y secundariamente *Saltatricula multicolor*) tomando semillas de gramíneas desde una rama baja de una planta leñosa, usada como percha. La observación de correlaciones entre la técnica de alimen-

tación de las aves, su morfología y su uso de sitios de alimentación no es extraña, aunque se ha estudiado más en las aves insectívoras (Osterhaus 1962, Robinson & Holmes 1982, 1984, Winkler & Leisler 1985, Klopfer & Ganzhorn 1985, Holmes & Robinson 1988). El uso del espacio, e incluso la dieta, podrían ser una consecuencia de esa “restricción” comportamental o morfológica. Por ejemplo, *P. torquata* usa la misma técnica de recorrer las ramas de los arbustos durante el otoño-invierno, cuando su dieta es casi exclusivamente granívora, que en primavera-verano, cuando su dieta es casi exclusivamente insectívora: el comportamiento de búsqueda de alimento, en un contexto de recursos temporalmente fluctuantes, determinaría los ítems encontrados y la variación de la dieta sería un reflejo de ello. Otra evidencia de restricciones podría ser que en las experiencias de oferta de semillas en el suelo (CAPÍTULO 3) aquellos micrositos con vegetación leñosa baja y muy densa no fueron utilizados por las aves granívoras, lo que podría estar dado por una limitación física para acceder al suelo en esas zonas.

El uso del espacio vinculado a los árboles altos, observado para todas las especies de granívoros (CAPÍTULO 2) pero especialmente durante el consumo posdispersivo (CAPÍTULO 3), tampoco parece estar de acuerdo con la abundancia de semillas (ver arriba). Un mecanismo para explicarlo es el posible efecto sobre la termorregulación de las aves, que podrían estar evitando las temperaturas muy altas al alimentarse en los horarios y épocas de más calor. Si bien hubo cierta evidencia favorable de que la temperatura es relevante en la actividad de las aves (ausencia de remoción durante el mediodía, menor remoción en los sitios al sol durante la tarde en una grilla, PARTE IV en CAPÍTULO 3), eso no parece poder explicar completamente el uso de sitios ubicados a menores distancias de los árboles altos. Algo similar ocurrió en los experimentos en aviarios (CAPÍTULO 4), a una escala menor: la temperatura alta parece disminuir la actividad de alimentación en general más que influir sobre el micrositio elegido para alimentarse. Este factor podría explicar la diferencia de remoción de semillas en alguna condición experimental particular, e incluso está de acuerdo con el patrón de remoción menos restringido a las zonas cercanas a los árboles altos en otoño-invierno, pero, por el otro lado, no mostró ser el factor más relevante a escala de micrositio ni sería capaz de explicar que la relación con los árboles altos (y no con la cobertura más baja que también produce sombra) se mantenga a lo largo de todo el año.

Otra posible causa de la asociación con los árboles altos es que las aves los estén usando como sitios de despliegue y de vigilancia de sus territorios, y el uso de los sitios de alimentación esté subordinado a esos árboles como lugar de origen de sus desplazamientos (alimentación a partir de un sitio central). Al menos algunas de estas especies granívoras utilizan preferentemente las estructuras altas, en particular los algarrobos, como sitios de despliegue territorial (M.C. Sagario,

datos no publicados). Este mecanismo podría, además, explicar las diferencias entre los patrones de la época estival e invernal, dado que en la época reproductiva el despliegue y la vigilancia serían más importantes o frecuentes (de hecho, muchas de estas aves se mueven en bandadas multiespecíficas durante otoño e invierno, sin defender un territorio particular).

Finalmente, otro mecanismo comportamental que podría estar actuando es la percepción del riesgo de predación, a la que usualmente se la vincula con la cobertura leñosa (Pulliam & Mills 1977, Schneider 1984, Lima & al. 1987, Schluter 1988, Watts 1991, Carrascal & Alonso 2006). Es sabido que la importancia de distintos elementos estructurales, como la distancia a la cobertura vegetal, puede ser diferente para distintas especies (Pulliam & Mills 1977, Lima 1990, Sih 1992, pero ver Schluter 1988, Repasky & Schluter 1994, Carrascal & Alonso 2006), pero usualmente no se explora el hecho de que esa relación entre estructura y riesgo de predación también puede cambiar, incluso de sentido, al cambiar la escala de análisis o las características estructurales del ambiente (e.g., un bosque podría ser más riesgoso que un pastizal, pero dentro del pastizal ser más seguros los alrededores de árboles aislados). La asociación de las aves con la cobertura leñosa cuando se interpreta en relación con la percepción del riesgo de predación suele darse al comparar áreas con vegetación leñosa con áreas lindantes sin vegetación o con vegetación herbácea de baja altura (e.g., Pulliam & Mills 1977, Grubb & Greenwald 1982, Watts 1991). Por lo tanto, el patrón observado en este trabajo no sería el usual: las aves estarían restringiendo sus movimientos a áreas alrededor de los árboles más altos a pesar de que el resto del ambiente es un arbustal con importante cobertura leñosa hasta los 2–3 m de altura. Es frecuente observar a campo que las aves granívoras, al ser espantadas, usualmente vuelan hacia la cobertura alta, aquí (obs. pers.) y en otros ambientes (e.g. Schluter 1988, Fernández-Juricic & al. 2002). Ese comportamiento puede interpretarse como la búsqueda de un sitio seguro desde el cual estimar el riesgo de predación antes de tomar la decisión de explorar sitios potencialmente más riesgosos (Sih 1992). También se ha encontrado que aves alimentándose sobre el suelo detectan más rápido a los predadores cuando no tienen cobertura cercana que pueda actuar como barrera (Whittingham & al. 2004). El patrón conjunto encontrado en este trabajo de asociación de las aves granívoras con los árboles altos a una escala y la preferencia de exploración de los microsítios expuestos a una escala menor podría estar satisfaciendo dos puntos relevantes, actuando a esas dos escalas, para evitar a los predadores: la detección y el escape. Las áreas desprovistas de vegetación herbácea y arbustiva cerca del suelo podrían permitir una mejor detección (visual) de los predadores (terrestres y aéreos), y facilitar el escape (volando) hacia el “refugio” cercano (las ramas de los árboles altos). Durante los experimentos en aviarios (CAPÍTULO 4) la mayoría de los individuos

se dirigía hacia el árbol al ser liberados dentro del aviario. Ese primer momento podría estar siendo percibido por los individuos como de “alto riesgo”, y en consecuencia estarían buscando un lugar seguro o refugio desde el que evaluar el entorno. En acuerdo con la hipótesis de asignación de riesgo (Lima & Bednekoff 1999), esa tendencia inicial se relajaba posteriormente y pasaba a ser secundaria frente a otros factores (en particular, la abundancia de semillas en el suelo) para decidir el sitio de alimentación a escalas pequeñas. En un ensamble de aves granívoras en Kenya también se encontró que la mayoría de las aves tomando semillas del suelo lo hacían en microsítios con baja cobertura a nivel del suelo y cerca de cobertura leñosa de más de 2 m de altura (Schluter 1988). Si este factor fuese tan relevante como para restringir el uso del espacio a escalas grandes (e.g., las aves no usan los sitios a más de 10 m de un árbol de más de 3 m de altura), eso podría tener relevancia sobre las estimaciones de la disponibilidad de alimento al evaluar la limitación de las poblaciones de aves granívoras (e.g., Schluter & Repasky 1991, Lopez de Casenave 2001).

CONSECUENCIAS DEL USO DEL ESPACIO

El uso del espacio y los modelos para interpretar la importancia de factores interactuantes

Una manera de estudiar las diferencias entre microsítios en el campo desde el punto de vista del organismo focal e involucrando a todos los factores que lo afectan simultáneamente es mediante el análisis de la densidad de alimento que los individuos dejan al abandonar parches de alimentación experimentales (*giving-up densities* [GUD]; Brown 1988). En base a una extensión del teorema del valor marginal usado en la teoría de forrajeo óptimo para el caso de selección de parches (ver e.g., Stephens & Krebs 1986, Stephens 1990, Krebs & Kacelnik 1991), se espera que la densidad de presas que queda en un parche luego de ser explotado por un predador sea aquella donde se igualan los beneficios y costos de la alimentación en ese sitio en términos de fitness (Brown 1988). Si se ofrece una misma densidad de presas en dos parches (i.e., se igualan los beneficios), la diferencia en las densidades de alimento al ser abandonados sería cuantitativamente informativa de los costos relativos dados por otros factores. Esta aproximación se ha usado, por ejemplo, para analizar la capacidad y estrategia de los granívoros para detectar y evaluar parches (Valone & Brown 1989, Schmidt & Brown 1996, Meyer & Valone 1999, Fierer & Kotler 2000) y la calidad del alimento (Morgan & Brown 1996, Garb & al. 2000, Schmidt 2000), para evaluar la importancia de otras variables bióticas y ambientales (Kotler & al. 1993, Meyer & Valone 1999, Altendorf & al. 2001, Shochat & al. 2004) y para comparar modelos explicativos alternativos (Brown 1989, Kotler 1997, Kotler & Brown 1999). Muchos de esos trabajos involucran granívoros de

desierto. Algunos de los resultados de este trabajo (interacción de factores a distintas escalas, exploración de todos los tipos de micrositio, respuestas rápidas a las diferencias en la disponibilidad de semillas en parches experimentales contrastantes) podrían justificar el uso de esta aproximación para poner a prueba algunas de las hipótesis generadas.

Sin embargo, los supuestos de los modelos de optimización no son universalmente válidos, y en esos casos las conclusiones derivadas de su utilización son débiles (Stephens & Krebs 1986). La puesta a prueba de esos supuestos con aves y ratones tuvo resultados disímiles. Los roedores parecen cumplir con el supuesto de búsqueda al azar (en bandejas con semillas mezcladas en el sustrato; Valone & Brown 1989), y con el de que sus tasas de extracción de semillas son suavemente desaceleradas en función del tiempo (Bowers 1990, Kotler & Brown 1990, Morris & Davidson 2000), aunque los resultados son los opuestos según Price & Correll (2001). Pero las aves parecen ser algo más díscolas: Dunning (1990) afirmó que, en general, no cumplirían habitualmente con esos requisitos básicos para que el análisis de los GUD sea válido, y las diferentes aves granívoras estudiadas por Valone & Brown (1989), Kotler & Brown (1999), Hayslette & Mirarchi (2000) y Garb & al. (2000) no parecieron buscar al azar ni abandonar los parches en función de la densidad de semillas remanente de acuerdo a la predicción del modelo⁹.

En este trabajo se encontró que las aves (al menos *Zonotrichia capensis*) estiman cuán redituable es un sitio particular para decidir si continuar explotándolo o explorar sitios alternativos, sin basarse (al menos fuertemente) en un conocimiento previo de las claves asociadas a la heterogeneidad de las semillas. Esto queda en evidencia con su rápida respuesta a condiciones inéditas artificiales (Experimento 2 del CAPÍTULO 4), donde abandonaron aquellos sitios que no proveen suficiente alimento y exploraron los otros disponibles. Pero esa exploración también fue frecuente cuando las condiciones en el micrositio de alta calidad eran suficientes (en función de lo que se observó con posterioridad). La exploración de todos los micrositos y su explotación diferencial está de acuerdo con los patrones obtenidos en los CAPÍTULOS 2 y 3, como ya se explicó. Los experimentos en aviarios también brindan

evidencia anecdótica de que los chingolos no utilizan el límite del mantillo como clave del límite entre parches sino que “midan” la oferta de semillas mientras avanzan, volviendo sobre su recorrido cuando la disponibilidad de semillas baja (hasta un nivel no adecuado). Esa medición parece hacerse en forma continua mientras se alimentan, lo que les permite reaccionar ante (pero no necesariamente almacenar la información sobre) los límites de los “parches” o, quizás más ajustado, reconocer gradientes en la abundancia de alimento a partir de lo que cambian su velocidad y dirección de movimiento exploratorio; el resultado es que tienden a permanecer en los sitios de mejor calidad (para ejemplos con otros organismos ver Senft & al. 1987, Schmidt & Brown 1996, WallisdeVries & al. 1999 y Tuck & Hassall 2004). Si no hay una verdadera diferencia entre “dentro de parches” y “entre parches”, o eso es cambiante según las condiciones o la atención a otros factores (Getty & Pulliam 1993), la aproximación al modelado debe ser diferente. El comportamiento observado parece más acorde con el de modelos de movimiento y alimentación simultáneos (Arditi & Dacorogna 1988) o con los basados en reglas de decisión de cambio de sitio de alimentación en función a la evaluación de las condiciones en ese momento (Iwasa & al. 1981, Green 1987, Dunning 1990) que con los modelos clásicos de alimentación mediante reconocimiento, visitas y abandono de parches discretos y reglas de decisión que responden a parámetros del resto del ambiente (Stephens & Krebs 1986). El ambiente puede resultar para el animal un sitio de alimentación continuo, y su comportamiento estar basado en reacciones de distinto tipo o intensidad frente a las condiciones que se van encontrando. Incluso esto es una explicación más parsimoniosa: la forma más simple de selección de hábitat es aquella dada por movimientos no dirigidos (aleatorios) pero que se hacen más o menos lentos (o tortuosos) en distintos puntos (e.g., isópodos caminando a lo largo de un gradiente de humedad [Krebs 2001] o de calidad de alimento [Tuck & Hassall 2004]).

Los recorridos entre sitios de alimentación pueden ser desde azarosos hasta lineales, pasando por recorridos guiados por claves remotas acerca de la calidad de los sitios (WallisdeVries & al. 1999). Los desplazamientos de las aves granívoras durante sus recorridos de alimentación involucran dos formas de locomoción diferentes: vuelo (de aproximación) y desplazamiento por el suelo (buscando semillas). Distintas formas de locomoción pueden involucrar diferentes comportamientos de reacción frente al ambiente y afectar a los patrones espaciales observados en función de distintos factores causales. Muy probablemente cada uno de ellos esté afectado por distintos factores actuando a diferentes escalas, en función del rango de escalas que involucra cada tipo de locomoción. Por ejemplo, el vuelo cubre distancias mayores y seguramente no está dirigido por la medición instantánea de la abundancia de semillas en el suelo. Una hipótesis compatible con

⁹ También se pueden criticar otros puntos de esta aproximación, como que los parámetros “fijos” no sean tales (Newman & al. 1988), que la estrategia óptima de búsqueda y decisión de abandono de parches dependa de la distribución de los recursos (Iwasa & al. 1981) y que la relación entre la oferta de alimento en los parches experimentales y en su entorno afecta al supuesto de que existirá una densidad a la cual los parches ya no serán explotados (Kelt & al. 2004a). Otros autores, en una crítica más profunda, cuestionaron tanto la validez de los supuestos del modelo de selección de parches (e.g., Baum 1987, Green 1987, Nonacs 2001) como la aproximación misma de analizar el comportamiento mediante el uso de modelos de optimización (e.g., Gray 1987, Ollason 1987).

los resultados de este trabajo es que el vuelo esté afectado por la posición de los árboles altos. Las aves usarían a las perchas elevadas como sitios centrales desde los que volarían hacia el suelo, y a los que volverían ante la percepción de una amenaza (o para despliegue, o para vigilar un territorio). Los sitios alejados de los árboles tendrían menor probabilidad de ser usados, y quizás los sesgos por la exploración preferencial de sitios sin cobertura leñosa baja tengan que ver con la facilidad para ser origen y destino del vuelo. Esta hipótesis se vería robustecida si se observara que el uso de los árboles altos es frecuente durante los períodos de alimentación, en condiciones normales. Por otro lado, el desplazamiento por el suelo tiene mayor precisión y permite estimar la calidad de un sitio en forma continua mientras se buscan (y encuentran) semillas; seguramente no está guiado por la altura de un objeto a 10 m de distancia. El desplazamiento por el suelo (a partir del sitio de aterrizaje) sería más o menos continuo durante un tiempo, hasta el siguiente desplazamiento por el aire (quizás hasta otra o la misma percha elevada). Esa permanencia en el suelo de las aves granívoras podría durar un tiempo más o menos fijo independientemente de la abundancia de semillas en el área, lo que es compatible con algunos resultados obtenidos con el análisis de las semillas remanentes en parches artificiales (Valone & Brown 1989, Dunning 1990, Hayslette & Mirarchi 2000, Garb & al. 2000). Durante este recorrido por el suelo la búsqueda no estaría restringida por claves asociadas a la estructura de la vegetación sino que respondería a la detección de las semillas individuales, relacionada con la densidad de semillas. Esto es lo que provocaría los resultados marcados en los experimentos en los aviarios, donde no está bien simulada la elección de micrositos en función de los factores que afectan el desplazamiento aéreo.

El uso del espacio y la dieta: efectos potenciales de las aves entre especies de semillas

Los efectos de las aves sobre las semillas explorados más arriba están expuestos en términos de la abundancia total de semillas, pero los efectos más importantes de las aves como consumidores podrían ser aquellos que afectan a las especies de semillas diferencialmente. La dieta de las aves granívoras puede verse determinada mayormente por las preferencias alimentarias y eso guiar su uso del espacio (e.g., búsqueda de ítems preferidos) o, al revés, puede ser más importante la elección de los sitios de alimentación (e.g., restricciones morfológicas, balance entre distintos factores) y la dieta quedar condicionada por las disponibilidades percibidas en ese lugar.

En el caso de la predación predispersiva, la causa del uso sesgado del espacio no parece estar vinculada con la oferta local del recurso, sino con una restricción o preferencia de tipo morfológica. La diferencia en la ubicación de las especies de gramíneas respecto de las

plantas leñosas puede, no obstante, tener alguna incidencia sobre su presencia en la dieta de las aves durante el periodo en que las semillas permanecen en las panojas. Observaciones no sistemáticas sugieren que *Setaria leucopila* y *Digitaria californica* están más asociadas a los alrededores de los arbustos y subarbustos que otras especies de gramíneas, por lo que su vulnerabilidad al consumo predispersivo por ciertas aves granívoras, como las del género *Poospiza*, podría ser mayor. Ambas semillas se encuentran presentes en la dieta de las especies granívoras (*Setaria leucopila* es la especie más importante en la dieta de *Poospiza ornata*; Lopez de Casenave 2001) y son preferidas en ensayos en laboratorio (Cueto & al. en prensa). La mayor parte de las observaciones de predación predispersiva por *Poospiza* en verano-otoño fueron de semillas de esas dos especies. Aunque es difícil determinar qué factor actúa como causa y cuál como efecto, estas asociaciones entre preferencias, dieta, uso del espacio y disponibilidad de semillas pueden dar lugar a estudios experimentales que jerarquicen los mecanismos causales; en condiciones de campo no es sencillo determinar cuál está siendo condicionante de los demás.

Un predador generalista que elija sus sitios de alimentación en función de la densidad de presa (estrictamente, del beneficio obtenido por unidad de esfuerzo) puede provocar una interacción negativa entre especies de presa similares, lo que se ha denominado competencia aparente (Holt 1984, Holt & Kotler 1987), y puede favorecer la coexistencia de presas que ocupen diferentes sitios (Martín 1988). Como suele analizarse en el ámbito de los estudios sobre el valor adaptativo de “agruparse” (e.g., Inman & Krebs 1987, Roberts 1996, Treves 2000), el agrupamiento espacial de las semillas puede producir dos efectos contrarios: aumentar la detección por parte del predador (más semillas atraen más granívoros o influyen sobre la decisión de un granívoro de explotar ese sitio) y aumentar la “dilución” del riesgo individual (dado un granívoro presente la probabilidad de predación por semilla es menor). Pero la influencia indirecta entre especies presa frecuentemente no será recíproca si difieren en algún aspecto relevante para su predador común (Chaneton & Bonsall 2000, Veech 2000)¹⁰. En ciertos casos, incluso, la presencia de una especie presa puede resultar beneficiosa para otra, generando “refugios” para ésta última, lo que se ha denominado “mutualismo aparente”. Estos efectos pueden darse tanto por respuestas numéricas del predador como por respuestas de agregación (Holt & Kotler 1987, Schmitt 1987, Holt & Lawton 1994). Según Holt & Kotler (1987) la alterna-

¹⁰La diferencia entre presas desde el punto de vista del predador no puede expresarse simplemente a través de un ranking estable de preferencias absolutas. Las preferencias y el consumo relativo de presas alternativas puede modificarse con sus frecuencias relativas y con la densidad total (Church & al. 1997, Weale & al. 2000), con el contexto durante la comparación (Bateson 2002, Shafir & al. 2002) o con la familiaridad del predador con la apariencia de las presas (Thomas & al. 2004).

tiva de “efecto indirecto” más probable estaría dada por las respuestas de agregación, produciendo lo que llamaron “competencia aparente de corto plazo”¹¹. Los resultados de este trabajo, relacionados con respuestas comportamentales en plazos cortos, sugieren que la predación posdispersiva de semillas de gramíneas (preferidas) en micrositios cubiertos podría ser desproporcionadamente mayor que la esperada por su propia abundancia como resultado de un efecto negativo provocado por la alta densidad de semillas de dicotiledóneas, que harían redituables a esos micrositios para los granívoros que pueden incluirlas en su dieta y que eligen explotar preferentemente los parches ricos (como *Zonotrichia capensis* en las experiencias semi-naturales del CAPÍTULO 4). Efectos indirectos negativos como este ya se han reportado a pequeñas escalas en otros granívoros de desierto (roedores heterómidos: Veech 2000, gerbos: Garb & al. 2000). Este mismo efecto indirecto podría ocurrir también entre distintas semillas de gramíneas en los sitios sin cobertura de la vegetación que son explorados frecuentemente. La mayoría de las semillas de gramíneas que se encuentran en el suelo de esos micrositios son de *Sporobolus cryptandrus*, una semilla muy pequeña y desprovista de glumas que las aves pueden consumir pero que evalúan como sub-óptima en experimentos de cafetería (i.e., la consumen dependiendo de cuáles otras semillas sean ofrecidas; Cueto & al. en prensa). Un predador que abandone esos micrositios cuando su rendimiento sea demasiado bajo y que consuma preferentemente las otras gramíneas disponibles estará generando un “refugio” para *Sporobolus* (en bajas densidades). Esto es consistente con la observación de que la inclusión de esta semilla en la dieta de *Zonotrichia capensis* estaría influida por su disponibilidad relativa: en los años donde la producción de semillas preferidas es baja, su dieta pasa a estar mayoritariamente dominada por las semillas “sub-óptimas” (Marone & al., datos no publicados)¹². Las aves granívoras se comportarían como especialistas expansivos (“*expanding specialists*”), haciendo un consumo mayor de las especies sub-óptimas en “años malos” y, en consecuencia, cambiando su dieta de acuerdo a las condiciones. Si bien excede los objetivos de este trabajo, los resultados obtenidos sugieren que la selección de sitios de alimentación durante el consumo posdispersivo de semillas no sería un condicionante importante de la dieta de las aves granívoras. La exploración de todos los sitios y la decisión de explotarlos tras la evaluación de la oferta de semillas sugieren que las aves podrían expresar sus pre-

ferencias dietarias modificando el uso del espacio más que tener que adoptar una dieta sub-óptima condicionada por restricciones en el uso de los sitios de alimentación.

La intensidad y el signo de la interacción entre especies presa no solo dependen de la identidad, preferencias y comportamiento del predador (e.g., de cómo discrimine presas y parches: Holt & Kotler 1987), sino de otros factores como la intensidad de predación (Veech 2000) y la escala (Östman & Ives 2003), lo que hace poco predecible a la interacción sin un estudio experimental (Wootton 1994) y un desarrollo teórico (Holt & Lawton 1994) específicos. Dado el rol relevante de la evaluación de los sitios de alimentación, sería interesante investigar si la composición de la dieta de las aves está influida por las proporciones de especies de semillas de distinta preferencia que se presentan usualmente asociadas en diferentes micrositios (e.g., si existe un “refugio” de *Sporobolus* en los micrositios sin cobertura cuando hay semillas de otras gramíneas en el mismo sitio, o si el consumo de *Chenopodium* es importante porque está asociado a sitios con alta abundancia de semillas). Pero aún sin realizar esos estudios, se puede concluir que las aves granívoras, eligiendo cuánto explotar parches según la abundancia de semillas, mostrando preferencias diferentes por las semillas en su dieta y usando el espacio en forma diferente según la escala, son capaces de afectar la heterogeneidad espacial de las semillas en el banco de suelo mediante su respuesta comportamental (i.e., respuesta funcional), aún si las semillas no fueran el principal limitante de las abundancias poblacionales de las aves (i.e., aunque no haya una respuesta numérica ligada a la abundancia de esas semillas).

Finalmente, las preferencias de semillas de las aves granívoras podrían ser más marcadas cuando se encuentran lejos de los árboles altos que usan como sitio central para la exploración de los sitios de alimentación. Las selectividades o preferencias de semillas suelen cambiar en aquellos organismos que se desplazan a los micrositios de alimentación alrededor de un sitio “seguro” (e.g., ratones: Hay & Fuller 1981, Thompson 1982; hormigas: Kelrick & al. 1986, Crist & MacMahon 1992), como plantean los modelos de forrajeo óptimo desde un sitio central (Pyke 1984, Stephens & Krebs 1986). El razonamiento es que a mayor distancia del sitio central hay un mayor costo (e.g., costo de desplazamiento, riesgo de predación) y el beneficio que lo supere (a largo plazo) solo se obtiene consumiendo ítems de mayor calidad. Para poner a prueba si las aves poseen una selectividad cambiante en función de los costos de alejarse de un sitio central habría que estudiar la remoción relativa de distintas especies de semillas (e.g., una gramínea muy preferida, una gramínea sub-óptima y una dicotiledónea) ofrecidas en un mismo tipo de micrositio a distintas distancias de los árboles altos. De todas maneras no tenemos evidencia de que haya especies de hierbas que se distribuyan asociadas

¹¹ Por cierto la mayor facilidad de hacer experimentos en esa escala de tiempo y espacio hace que de allí provenga la mayoría de la evidencia de estos efectos indirectos (Chaneton & Bonsall 2000).

¹² Esas semillas sub-óptimas se encuentran típicamente en micrositios contrastantes (*Chenopodium papulosum* casi exclusivamente bajo árboles, *Sporobolus cryptandrus* predominantemente en los micrositios expuestos), lo que también sugiere que *Zonotrichia capensis* usa todos los tipos de micrositio.

a las distancias a árboles altos en los rangos de distancias (e.g., 5–10 m del borde del dosel) que parecen relevantes en los patrones observados.

CONCLUSIONES

En el CAPÍTULO 1 se presentaron varias preguntas que se intentarían responder a lo largo de esta tesis. A modo de síntesis, y para concluir con este trabajo, se presentan a continuación las respuestas alcanzadas; no se reiteran aquí sus justificaciones extendidas, las cuales fueron presentadas en los capítulos anteriores y en este mismo, más arriba.

- ¿Usan los pájaros granívoros el ambiente al azar (para alimentarse) o no, al evaluarlo mediante la caracterización de la vegetación? ¿Esta respuesta es homogénea para las especies del gremio? ¿Es variable estacionalmente?

Los pájaros no usan el ambiente al azar para alimentarse. Los principales sesgos están relacionados con la estructura de la vegetación leñosa, a más de una escala. Las especies varían entre sí en su uso del espacio respecto a la estructura de la vegetación, en particular debido a diferencias en las técnicas de alimentación. Esto afecta los resultados evaluados a nivel gremial. Como la abundancia y la dieta de varias especies cambian a lo largo del año, los resultados gremiales reflejan esos cambios.

- Si hay selección (uso \neq disponibilidad) ¿está relacionada con la heterogeneidad espacio-temporal observada en la abundancia de las semillas (en el suelo) a escala de micrositio? ¿Como causa o como efecto (“desde arriba” vs. “desde abajo”)?

- ¿Otros factores pueden explicar (mejor) el uso de micrositos para alimentación que la abundancia de semillas (e.g., accesibilidad del alimento, riesgo de predación, termorregulación, limitaciones morfológicas, interacciones sociales o interespecíficas)?

El uso del espacio por el gremio de aves granívoras varía temporalmente en la medida que lo hace la disponibilidad de semillas (que depende de la fenología). Dado que el uso del espacio varía si el consumo es pre o posdispersivo y que la proporción de observaciones de cada tipo sigue lo esperado de acuerdo a la variabilidad temporal de la oferta de semillas (en las plantas vs. en el suelo), el uso del espacio por el gremio también resulta cambiante según la fenología. Cuando las semillas están sobre las plantas prevalece un uso sesgado del espacio porque las aves prefieren micrositos con mayor cobertura leñosa y de gramíneas; después de la dispersión primaria el uso del espacio es poco selectivo.

El sesgo durante el consumo predispersivo no está dado por la abundancia relativa de semillas a escalas pequeñas (micrositio). La técnica de alimentación provee una explicación más adecuada: la necesidad de una percha resistente desde la que tomar las semillas de las

panojas de las gramíneas. El consumo posdispersivo es poco selectivo a escala de micrositio respecto de las principales características de la vegetación a pesar de que la disponibilidad de semillas en el suelo es muy heterogénea según esas mismas características. Existe una preferencia por la exploración de micrositos descubiertos, donde, en promedio, la abundancia de semillas comestibles en el suelo es menor. Sin embargo, en condiciones experimentales, la abundancia de semillas es la principal influencia sobre la decisión de *Zonotrichia capensis* (la especie de ave granívora numéricamente más importante) de explotar un micrositio. Si la caracterización del banco de semillas respecto a la vegetación refleja adecuadamente la disponibilidad de semillas para las aves granívoras, entonces éstas no parecen usar el espacio en función de esa oferta relativa a escala de micrositio (i.e., no hay un efecto espacial “desde abajo” o *bottom-up*).

La relación entre el uso de sitios de alimentación por las aves granívoras y la abundancia de semillas parece estar más relacionada con efectos “desde arriba” o *top-down*. El ingreso de semillas de gramíneas al banco de suelo es menor en sitios con cobertura leñosa a pesar de que su producción sería similar a la de sitios sin ella; eso está de acuerdo con el sesgo observado durante el consumo predispersivo. Las reducciones importantes de semillas de gramíneas (las preferidas y más consumidas por las aves granívoras) en los sitios expuestos, en particular en las depresiones naturales allí ubicadas, son compatibles con la preferencia detectada en la exploración de esos micrositos. Las aves, de todas maneras, harían un uso bastante general del espacio a esta escala, pudiendo aprovechar concentraciones de semillas en el suelo en cualquier tipo de micrositio.

- ¿El uso de sitios de alimentación a la escala de micrositio está restringido por (es un subproducto de) la selección a otras escalas (mayores)? Y al revés, ¿puede la selección a estas escalas, relativamente pequeñas (1–2500 m²), predecir/explicar la selección a escalas mayores (entre tipos de vegetación diferentes)?

El principal sesgo detectado en el uso de sitios de alimentación en el algarrobal es una preferencia por sitios relativamente cercanos a árboles altos (o una evitación de sitios alejados de ellos y/o muy abiertos). El uso del espacio a escala de micrositio parece ser relativamente independiente de la selección a la escala mayor, debido a que la estructura de los micrositos no está espacialmente relacionada con la distancia a los árboles altos. La selección del espacio por las aves en relación a los árboles altos puede explicar las diferencias en sus abundancias previamente encontradas entre el algarrobal y el jarillal durante primavera-verano (ya que el primero tiene, típicamente, más árboles). En otoño-invierno, en cambio, los patrones de uso del espacio en relación a los árboles fueron algo más laxos; en esa época los trabajos previos no habían encontrado evidencia de que las abundancias de granívoros fueran diferentes entre el algarrobal y el jarillal.

- ¿Cuál es la posible influencia del uso de espacio de las aves granívoras para las plantas (afectando la distribución y abundancia de semillas)?

Las plantas de gramíneas cercanas a ramas bajas de plantas leñosas sufrirían una mayor predación predispersiva. En consecuencia, el banco de semillas luego de la dispersión primaria contendría más semillas (respecto a las producidas) de los individuos o especies que crecen aislados (i.e., lejos de las leñosas). Hay evidencias previas de que el mayor ingreso al banco de semillas se da en las zonas sin cobertura leñosa a pesar de que la cobertura de gramíneas es similar en sitios con y sin cobertura de arbustos y árboles. El consumo posdispersivo, a su vez, tendería más bien a homogeneizar el banco de semillas pues no hay micrositios que no sean explorados y, al menos en condiciones experimentales, su explotación está en relación con la oferta de semillas. Cualquier acumulación de semillas (comestibles) a escalas pequeñas es vulnerable. El consumo por granívoros reforzaría el paso transitorio de las semillas de gramíneas por los micrositios sin cobertura pues esos micrositios tienden a ser explorados algo más frecuentemente. Las preferencias de las aves en-

tre semillas que varían en su abundancia relativa en los diferentes micrositios podrían generar interacciones indirectas entre especies de semillas.

- ¿El resultado obtenido usando distintas técnicas es el mismo? ¿Son coherentes las explicaciones sugeridas por distintas aproximaciones (a distintas escalas)? ¿Las diferencias son informativas o se trata de información redundante?

Los resultados no son iguales, pero tampoco son exactamente iguales las preguntas que cada técnica responde. La integración de los diferentes resultados a preguntas conectadas permite generar una explicación más rica al buscar la coherencia de los patrones obtenidos. La explicación generada, al contener elementos novedosos que no eran considerados por los diseños establecidos desconociendo la información obtenida, debe ser puesta a prueba nuevamente analizando las predicciones complejas derivadas. Varios de los supuestos de cada técnica o aquellos utilizados como hipótesis auxiliares para construir predicciones se pueden poner a prueba (con distinto grado de esfuerzo), y eso refuerza la confianza en los resultados obtenidos.

BIBLIOGRAFÍA

- ABRAMSKY, Z (1983) Experiments on seed predation by rodents and ants in the Israeli desert. *Oecologia* 57:328–332
- ABRAMSKY, Z; ML ROSENZWEIG & A SUBACH (2001) The cost of interspecific competition in two gerbil species. *Journal of Animal Ecology* 70:561–567
- ADAMS, DC & CD ANTHONY (1996) Using randomization techniques to analyse behavioural data. *Animal Behaviour* 51:733–738
- ALLEN, JA (1988) Frequency-dependent selection by predators. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 319:485–503
- ALLEN, JA; HE RAISON & ME WEALE (1998) The influence of density on frequency-dependent selection by wild birds feeding on artificial prey. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265:1031–1035
- ALLEN, TFH (1998) The landscape “level” is dead: persuading the family to take it off the respirator. Pp. 35–54 en: DL Peterson & VT Parker, eds. *Ecological scale: theory and applications*. Columbia University Press, New York
- ALTENDORF, KB; JW LAUNDRÉ; CA LÓPEZ GONZÁLEZ & JS BROWN (2001) Assessing effects of predation risk on foraging behavior of mule deer. *Journal of Mammalogy* 82:430–439
- ANDERSON, CJ & JA MACMAHON (2001) Granivores, exclosures, and seed banks: harvester ants and rodents in sagebrush-steppe. *Journal of Arid Environments* 49:343–355
- ANDERSON, DR; KP BURNHAM; WR GOULD & S CHERRY (2001) Concerns about finding effects that are actually spurious. *Wildlife Society Bulletin* 29:311–316
- ARDITI, R & B DACOROGNA (1988) Optimal foraging on arbitrary food distributions and the definition of habitat patches. *American Naturalist* 131:837–846
- BAILEY TC & AC GATRELL (1995) *Interactive spatial data analysis*. Longman Scientific & Technical, Harlow, RU
- BATESON, M (2002) Context-dependent foraging choices in risk-sensitive starlings. *Animal Behaviour* 64:251–260
- BAUM, WM (1987) Random and systematic foraging, experimental studies of depletion, and schedules of reinforcement. Pp. 587–607 en: AC Kamil, JR Krebs & HR Pulliam, eds. *Foraging Behavior*. Plenum Press, New York
- BECK, JM & TL GEORGE (2000) Song post and foraging site characteristics of breeding varied thrushes in northwestern California. *Condor* 102:93–103
- BERGIN, TM (1992) Habitat selection by the Western Kingbird in Western Nebraska: a hierarchical analysis. *Condor* 94:903–911
- BLENDEN, MD; MJ ARMBRUSTER; TS BASKETT & A FARMER (1986) Evaluation of model assumptions: the relationship between plant biomass and arthropod abundance. Pp. 11–14 en: J Verner, ML Morrison & CJ Ralph, eds. *Wildlife 2000. Modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*. The University of Wisconsin Press, Madison, EEUU
- BLENDINGER, PG & RA OJEDA (2001) Seed supply as a limiting factor for granivorous bird assemblages in the Monte Desert, Argentina. *Austral Ecology* 26:413–422
- BLOCK, WM; LA BRENNAN & RJ GUTIÉRREZ (1986) The use of guilds and guild-indicator species for assessing habitat suitability. Pp. 109–113 en: J Verner, ML Morrison & CJ Ralph, eds. *Wildlife 2000. Modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*. The University of Wisconsin Press, Madison, EEUU
- BLOCK, WM & LA BRENNAN (1993). The habitat concept in ornithology: theory and applications. *Current Ornithology* 11: 35–91
- BOMBAY, HI; ML MORRISON & LS HALL (2003) Scale perspectives in habitat selection and animal performance for Willow Flycatchers (*Empidonax traillii*) in the central Sierra Nevada, California. *Studies in Avian Biology* 26:60–72
- BOOTS, B (2003) Developing local measures of spatial association for categorical data. *Journal of Geographical Systems* 5:139–160
- BOWERS, MA (1990) Exploitation of seed aggregates by Merriam’s kangaroo rat: harvesting rates and predatory risk. *Ecology* 71:2334–2355
- BRADEN, GT; RL MCKERNAN, & SM POWELL (1997) Association of within-territory vegetation characteristics and fitness components of California gnatcatchers. *Auk* 114:601–609
- BRADLEY, DW (1985) The effects the effects of visibility bias on time-budget estimates of niche breadth and overlap. *Auk* 102:493–499

- BRENNAN, LA; WM BLOCK & RJ GUTIÉRREZ (1986) The use of multivariate statistics for developing habitat suitability index models. Pp. 177–182 en: J Verner, ML Morrison & CJ Ralph, eds. *Wildlife 2000. Modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*. The University of Wisconsin Press, Madison, EEUU
- BROWN, JH (2001) The desert granivory experiments at Portal. Pp. 71–95 en: WJ Reseratis Jr. & J Bernardo, eds. *Experimental ecology: issues and perspectives*. Oxford Univ. Press, Oxford
- BROWN, JH; OJ REICHMAN & DW DAVIDSON (1979) Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:201–227
- BROWN, JS (1988) Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk and competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 22:37–47
- BROWN, JS (1989) Desert rodent community structure: a test of four mechanisms of coexistence. *Ecological Monographs* 59:1–20
- BRUSH, T & EW STILES (1986) Using food abundance to predict habitat use by birds. Pp. 57–63 en: J Verner, ML Morrison & CJ Ralph, eds. *Wildlife 2000. Modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*. The University of Wisconsin Press, Madison, EEUU
- BUTLER, SJ; MJ WHITTINGHAM; JL QUINN & W CRESSWELL (2005) Quantifying the interaction between food density and habitat structure in determining patch selection. *Animal Behaviour* 69:337–343
- CABRERA, A & A WILLINK (1980) *Biogeografía de América Latina*. 2ª edición. Monografía 13. OEA, Washington DC
- CADIEU, JC; N CADIEU & J LAUGA (1995) Local enhancement and seed choice in the juvenile canary, *Serinus canarius*. *Animal Behaviour* 50:793–800
- CAMPOS, C; RA OJEDA; S MONGE & M DACAR (2001) Utilization of food resources by small and medium-sized mammals in the Monte Desert biome, Argentina. *Austral Ecology* 26:142–149
- CAPEN, DE; JW FENWICK; DB INKLEY & AC BOYNTON (1986) Multivariate models of songbird habitat in New England forests. Pp. 171–175 en: J Verner, ML Morrison & CJ Ralph, eds. *Wildlife 2000. Modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*. The University of Wisconsin Press, Madison, EEUU
- CARRASCAL, LM & CL ALONSO (2006) Habitat use under latent predation risk. A case study with wintering forest birds. *Oikos* 112:51–62
- CHAMBERS, JC & JA MACMAHON (1994) A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25:263–292
- CHANETON, EJ & MB BONSALE (2000) Enemy-mediated apparent competition: empirical patterns and the evidence. *Oikos* 88:380–394
- CHURCH, SC; M JOWERS & JA ALLEN (1997) Does prey dispersion affect frequency-dependent predation by wild birds? *Oecologia* 111:292–296
- CLARK, RG & D SHUTLER (1999) Avian habitat selection: Pattern from process in nest-site use by ducks? *Ecology* 80:272–287
- CODY, ML (1985a) Habitat selection in grassland and open-country birds. Pp. 191–226 en: ML CODY, ed. *Habitat selection in birds*. Academic Press, Orlando, EEUU
- CODY, ML, ed. (1985b) *Habitat selection in birds*. Academic Press, Orlando, EEUU
- COLLETT, D (2003) *Modelling binary data*. 2ª edición. Chapman & Hall / CRC, Boca Raton, EEUU
- CORSI, F; J DE LEEUW & AK SKIDMORE (2000) Modeling species distribution with GIS. Pp. 389–434 en: L Boitani & TK Fuller, eds. *Research techniques in Animal Ecology. Controversies and consequences*. Columbia University Press, New York
- CRAWLEY, MJ (2002) *Statistical computing. An introduction to data analysis using S-Plus*. John Wiley & Sons, Chichester, RU
- CRIST, TO & JA MACMAHON (1992) Harvester ant foraging and shrub-steppe seeds: interactions of seed resources and seed use. *Ecology* 73:1768–1779
- CROWLEY, PH (1992) Resampling methods for computation-intensive data analysis in ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:405–447
- CUETO, VR & J LOPEZ DE CASENAVE (1999) Determinants of bird species richness: role of climate and vegetation structure at a regional scale. *Journal of Biogeography* 26:487–492
- CUETO, VR & J LOPEZ DE CASENAVE (2000) Bird assemblages of protected and exploited coastal woodlands in east-central Argentina. *Wilson Bulletin* 112:395–402
- CUETO, VR & J LOPEZ DE CASENAVE (2002) Foraging behavior and microhabitat use of birds inhabiting coastal woodlands in eastcentral Argentina. *Wilson Bulletin* 114:342–348
- CUETO, VR; L MARONE & J LOPEZ DE CASENAVE (2001) Seed preferences by birds: effects of the design of feeding-preference experiments. *Journal of Avian Biology* 32:275–278
- CUETO, VR; L MARONE & J LOPEZ DE CASENAVE (en prensa) Seed preferences in sparrows species of the Monte desert: implications for seed–granivore interactions. *Auk*
- DALE, MRT; P DIXON; M-J FORTIN; P LEGENDRE; DE MYERS & MS ROSENBERG (2002) Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. *Ecography* 25:558–577
- DAVIS, J (1973) Habitat preferences and competition of wintering Juncos and Golden-Crowned Sparrows. *Ecology* 54:174–180
- DAWES-GROMADZKI, TZ (2002) Trophic trickles rather than cascades: conditional top-down and bottom-up dynamics in an Australian chenopod shrubland. *Austral Ecology* 27:490–508
- DEAN, WRJ & SJ MILTON (2001) Responses of birds to rainfall and seed abundance in the southern Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments* 47:101–121

- DENNIS, RLH; TG SHREEVE & H VAN DYCK (2003) Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint. *Oikos* 102:417–426
- DEWOSKIN, R (1980) Heat exchange influence on foraging behavior of *Zonotrichia* flocks. *Ecology* 61:30–36
- DIXON, PM (1994) Testing spatial segregation using a nearest-neighbor contingency table. *Ecology* 75:1940–1948
- DUNGAN, JL; JN PERRY; MRT DALE; P LEGENDRE; S CITRON-POUSTY; M-J FORTIN; A JAKOMULSKA; M MIRITTI & MS ROSENBERG (2002) A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography* 25:626–640
- DUNNING, JB, JR (1990) Meeting the assumptions of foraging models: an example using tests of avian patch choice. *Studies in Avian Biology* 13: 462–470
- DUNNING, JB, JR. & JH BROWN (1982) Summer rainfall and winter sparrow densities: a test of the food limitation hypothesis. *Auk* 99:123–129
- DUTILLEUL, P (1993) Spatial heterogeneity and the design of ecological field experiments. *Ecology* 74:1646–1658
- EDWARDS, GR & MJ CRAWLEY (1999) Rodent seed predation and seedling recruitment in mesic grassland. *Oecologia* 118:288–296
- ELTON, C (1927) *Animal Ecology*. Sidgwick & Jackson, London
- FERNÁNDEZ-JURICIC, E; MD JIMENEZ & E LUCAS (2002) Factors affecting intra- and inter-specific variations in the difference between alert distances and flight distances for birds in forested habitats. *Canadian Journal of Zoology* 80:1212–1220
- FERNÁNDEZ-JURICIC, E; R VACA & N SCHROEDER (2004) Spatial and temporal responses of forest birds to human approaches in a protected area and implications for two management strategies. *Biological Conservation* 117:407–416
- FIERER, N & BP KOTLER (2000) Evidence for micropatch partitioning and effects of boundaries on patch use in two species of gerbils. *Functional Ecology* 14:176–182
- FISCHER, J; DB LINDENMAYER & I FAZEY (2004) Appreciating ecological complexity: habitat contours as a conceptual landscape model. *Conservation Biology* 18:1245–1253
- FOLGARAIT, PJ & OE SALA (2002) Granivory rates by rodents, insects, and birds at different microsites in the Patagonian steppe. *Ecography* 25:417–427
- FORTIN, M-J; MRT DALE & J VER HOEF (2002) Spatial analysis in ecology. Pp. 2051–2058 en: AH El-Shaarawi & WW Piegorsch. *Encyclopedia of Environmetrics. Volume 4*. John Wiley & Sons, Chichester, RU
- GALEF, BG, JR. & L-A GIRALDEAU (2001) Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour* 61:3–15
- GARB, J; BP KOTLER & JS BROWN (2000) Foraging and community consequences of seed size for coexisting Negev Desert granivores. *Oikos* 88:291–300
- GARSHELIS, DL (2000) Delusions in habitat evaluation: measuring use, selection, and importance. Pp. 111–164 en: L Boitani & TK Fuller, eds. *Research techniques in Animal Ecology. Controversies and consequences*. Columbia University Press, New York
- GETTY, T & HR PULLIAM (1993) Search and prey detection by foraging sparrows. *Ecology* 74:734–742
- GIANNONI, SM; M DACAR; P TARABORELLI & CE BORGHI (2001) Seed hoarding by rodents of the Monte Desert, Argentina. *Austral Ecology* 26:259–263
- GIANNONI, SM; CE BORGHI; M DACAR & C CAMPOS (2005) Main food categories in diets of sigmodontine rodents in the Monte (Argentina). *Mastozoología Neotropical* 12:181–187
- GONNET, JM (2001) Influence of cattle grazing on population density and species richness of granivorous birds (Emberizidae) in the arid plain of the Monte, Argentina. *Journal of Arid Environments* 48:569–579
- GRAY, RD (1987) Faith and foraging: a critique of the “paradigm argument from design”. Pp. 69–140 en: AC Kamil, JR Krebs & HR Pulliam, eds. *Foraging Behavior*. Plenum Press, New York
- GREEN, RF (1987) Stochastic models of optimal foraging. Pp. 273–302 en: AC Kamil, JR Krebs & HR Pulliam, eds. *Foraging Behavior*. Plenum Press, New York
- GREENBERG, R (1990) Ecological plasticity, neophobia, and resource use in birds. *Studies in Avian Biology* 13:431–437
- GREENLAW, JS (1976) Use of bilateral scratching behavior by emberizines and icterids. *Condor* 78:94–97
- GREENLAW, JS (1977) Taxonomic distribution, origin, and evolution of bilateral scratching in ground-feeding birds. *Condor* 79:426–439
- GRUBB, TC & L GREENWALD (1982) Sparrows and a brushpile: foraging responses to different combinations of predation risk and energy cost. *Animal Behaviour* 30:637–640
- GUO, Q; PW RUNDEL & DW GOODALL (1998) Horizontal and vertical distribution of desert seed banks: patterns, causes, and implications. *Journal of Arid Environments* 38:465–478
- GUREVITCH, J; JA MORRISON & LV HEDGES (2000) The interaction between competition and predation: a meta-analysis of field experiments. *American Naturalist* 155:435–453
- GUTZWILLER, KJ & WC BARROW, JR. (2002) Does bird community structure vary with landscape patchiness? A Chihuahuan Desert perspective. *Oikos* 98:284–298
- HAIRSTON, NG (1989) *Ecological experiments. Purpose, design and execution*. Cambridge University Press, Cambridge
- HALL, LS; PR KRAUSMAN & ML MORRISON (1997) The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25:173–182
- HARRELL, FE, JR. (2001) *Regression modelling strategies: with applications to linear models, logistic regression, and survival analysis*. Springer-Verlag, New York

- HASSELL, MP; MJ CRAWLEY; HCJ GODFRAY & JH LAWTON (1998) Top-down versus bottom-up and the Ruritanian bean bug. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 95:10661–10664
- HAY, ME & PJ FULLER (1981) Seed escape from heteromyid rodents: the importance of microhabitat and seed preference. *Ecology* 62:1395–1399
- HAYSLETTE, SE & RE MIRARCHI (2002) Foraging-patch use and within-patch diet selectivity in Mourning Doves, *Zenaidura macroura*. *Ecology* 83:2637–2641
- HEJL, SJ; J VERNER & GW BELL (1990) Sequential versus initial observations in studies of avian foraging. *Studies in Avian Biology* 13:166–173
- HILDÉN, O (1965) Habitat selection in birds: a review. *Annales Zoologici Fennici* 2: 53–75
- HIRZEL, AH; J HAUSSER; D CHESSEL & N PERRIN (2002) Ecological-Niche Factor Analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* 83:2027–2036
- HOLMES, RT & SK ROBINSON (1988) Spatial patterns, foraging tactics, and diets of ground-foraging birds in a northern hardwoods forest. *Wilson Bulletin* 100: 317–394
- HOLT, RD (1984) Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *American Naturalist* 124:377–406
- HOLT, RD & BP KOTLER (1987) Short-term apparent competition. *American Naturalist* 130:412–430
- HOLT, RD & JH LAWTON (1994) The ecological consequences of shared natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25:495–520
- HUEY, RB (1991) Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist* 137(Supl.):S91–S115
- HUEY, RB & ER PIANKA (1981) Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62:991–999
- HULME, PE (2002) Seed-eaters: seed dispersal, destruction and demography. Pp. 257–273 en: DJ Levey, WR Silva & M Galetti, eds. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International Publ., Wallingford, RU
- HULME, PE & CW BENKMAN (2002) Granivory. Pp. 132–154 en: CM Herrera & O Pellmyr, eds. *Plant-animal interactions*. Blackwell Science, Oxford
- HULME, PE & MK HUNT (1999) Rodent post-dispersal seed predation in deciduous woodland: predator response to absolute and relative abundance of prey. *Journal of Animal Ecology* 68:417–428
- HUNTER, MD & PW PRICE (1992) Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73:724–732
- HURLBERT, SH (1981) A gentle depilation of the niche: Dicean resource sets in resource hyperspace. *Evolutionary Theory* 5:177–184
- HUTTO, RL (1985) Habitat selection by nonbreeding migratory land birds. Pp. 455–476 en: ML Cody, ed. *Habitat selection in birds*. Academic Press, Orlando, EEUU
- HUTTO, RL (1990) Measuring the availability of food resources. *Studies in Avian Biology* 13:20–28
- INMAN, AJ & JR KREBS (1987) Predation and group living. *Trends in Ecology and Evolution* 2:31–32
- IWASA, Y; M HIGASHI & N YAMAMURA (1981) Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy. *American Naturalist* 117:710–723
- JACKSON, DA (1993) Stopping rules in Principal Components Analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* 74:2204–2214
- JAENIKE, J & RD HOLT (1991) Genetic variation for habitat preference: evidence and explanations. *American Naturalist* 137(Supl.):S67–S90
- JAKSIC, FM (2000) *Ecología de Comunidades*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago
- JAMES, FC (1971) Ordinations of habitat relationships among breeding birds. *Wilson Bulletin* 83: 215–236
- JAMES, FC & CE McCULLOCH (1990) Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box? *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:129–166
- JOHNSON, DH (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61: 65–71
- JOHNSON, DH (2002) The importance of replication in wildlife research. *Journal of Wildlife Management* 66:919–932
- JOHNSON, AR; SJ TURNER; WG WHITFORD; AG DE SOYZA & JW VAN ZEE (2000) Multivariate characterization of perennial vegetation in the northern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 44:305–325
- JONES, J (2001) Habitat selection studies in Avian Ecology: a critical review. *Auk* 118:557–562
- JORGENSEN, EE & S DEMARAIS (1999) Spatial scale dependence of rodent habitat use. *Journal of Mammalogy* 80:421–429
- KABOS, S & F CSILLAG (2002) The analysis of spatial association on a regular lattice by join-count-statistics without the assumption of first-order homogeneity. *Computers & Geosciences* 28:901–910
- KARR, JR & KE FREEMARK (1983) Habitat selection and environmental gradients: dynamics in the “stable” tropics. *Ecology* 64:1481–1494
- KEANE, JJ & ML MORRISON (1999) Temporal variation in resource use by Black-throated Gray Warblers. *Condor* 101:67–75
- KEITT, TH; ON BJØRNSTAD; PM DIXON & S CITRON-POUSTY (2002) Accounting for spatial pattern when modeling organism-environment interactions. *Ecography* 25:616–625
- KELRICK, MI; JA MACMAHON; RR PARMENTER & DV SISSON (1986) Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationships of seed attributes and seed use. *Oecologia* 68: 327–337

- KELT, DA; JH BROWN; EJ HESKE; PA MARQUET; SR MORTON; JRW REID; KA ROGOVIN & G SHENBROT (1996) Community structure of desert small mammals: comparisons across four continents. *Ecology* 77:746–761
- KELT, DA; PL MESERVE; ML FORISTER; LK NABORS & JR GUTIÉRREZ (2004a) Seed predation by birds and small mammals in semiarid Chile. *Oikos* 104:133–141
- KELT, DA; PL MESERVE & JR GUTIÉRREZ (2004b) Seed removal by small mammals, birds and ants in semi-arid Chile, and comparison with other systems. *Journal of Biogeography* 31:931–942
- KEMP, PR (1989) Seed bank and vegetation processes in deserts. Pp. 257–281 en: MA Leck, VT Parker & RL Simpson, eds. *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, EEUU
- KERLEY, GIH (1991) Seed removal by rodents, birds and ants in the semi-arid Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments* 20:63–69
- KLOPFER, PH & JU GANZHORN (1985) Habitat selection: behavioral aspects. Pp. 435–453 en: ML Cody, ed. *Habitat selection in birds*. Academic Press, Orlando, EEUU
- KNOPE, FL; JA SEDGWICK & DB INKLEY (1990) Regional correspondence among shrubsteppe bird habitats. *Condor* 92:45–53
- KOTLER, BP (1984) Risk of predation and the structure of desert rodent communities. *Ecology* 65:689–701
- KOTLER, BP (1997) Patch use by gerbils in a risky environment: manipulating food and safety to test four models. *Oikos* 78:274–282
- KOTLER, BP & JS BROWN (1990) Rates of seed harvest by two species of gerbilline rodents. *Journal of Mammalogy* 71:591–596
- KOTLER, BP & JS BROWN (1999) Mechanisms of coexistence of optimal foragers as determinants of local abundances and distributions of desert granivores. *Journal of Mammalogy* 80:361–374
- KOTLER, BP; JS BROWN & WA MITCHELL (1993) Environmental factors affecting patch use in two species of gerbilline rodents. *Journal of Mammalogy* 74:614–620
- KOTLIAR, NB & JA WIENS (1990) Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59:253–260
- KRAUSMAN, PR (1999) Some basic principles of habitat use. Pp. 85–90 en: KL Launchbaugh, KD Sanders & JC Mosley, eds. *Grazing behavior of livestock and wildlife*. Idaho Forest, Wildlife & Range Experimental Station Bulletin #70. University of Idaho, Moscow, EEUU
- KREBS, CJ (2001) *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. 5ta edición. Benjamin Cummings, Menlo Park, EEUU
- KREBS, JR & AJ INMAN (1992) Learning and foraging: individuals, groups, and populations. *American Naturalist* 140(Supl.):S63–S84
- LANK, DB & RC YDENBERG (2003) Death and danger at migratory stopovers: problems with “predation risk”. *Journal of Avian Biology* 34:225–228
- LARSON, DL & CE BOCK (1986) Determining avian habitat preference by bird-centered vegetation sampling. Pp. 37–43 en: J Verner, ML Morrison & CJ Ralph, eds. *Wildlife 2000: modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*. The University of Wisconsin Press, Wisconsin, EEUU
- LAURANCE, WF & E YENSEN (1985) Rainfall and winter sparrow densities: a view from the northern Great Basin. *Auk* 102:152–158
- LAZARUS, J & M SYMONDS (1992) Contrasting effects of protective and obstructive cover on avian vigilance. *Animal Behaviour* 43:519–521
- LECK, MA; VT PARKER & RL SIMPSON, eds (1989) *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, EEUU
- LEGENDRE, P (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74:1659–1673
- LEGENDRE, P; MRT DALE; M-J FORTIN; J GUREVITCH; M HOHN & D MYERS (2002) The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography* 25:601–615
- LEVIN, SA (1992) The problem of pattern and scale in Ecology: the Robert H. MacArthur Award lecture. *Ecology* 73:1943–1967
- LICHSTEIN, JW; TR SIMONS; SA SHRINER & KE FRANZREB (2002) Spatial autocorrelation and autoregressive models in Ecology. *Ecological Monographs* 72:445–463
- LIEBHOLD, AM & J GUREVITCH (2002) Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology. *Ecography* 25:553–557
- LIMA, SL (1990) Protective cover and the use of space: different strategies in finches. *Oikos* 58:151–158
- LIMA, SL & PA BEDNEKOFF (1999) Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *American Naturalist* 153: 649–659
- LIMA, SL; KL WIEBE & LM DILL (1987) Protective cover and the use of space by finches: is closer better? *Oikos* 50:225–230
- LOPEZ DE CASENAVE, J (2001) *Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del Monte*. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina
- LOPEZ DE CASENAVE, J; VR CUETO & L MARONE (1998) Granivory in the Monte desert, Argentina: is it less intense than in other arid zones of the world? *Global Ecology and Biogeography Letters* 7: 197–204
- LUSK, JJ; K SUEDKAMP WELLS; FS GUTHERY & SD FUHLENDORF (2003) Lark Sparrow (*Chondestes grammacus*) nest-site selection and success in a mixed-grass prairie. *Auk* 120:120–129
- MACMAHON, JA; JF MULL & TO CRIST (2000) Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): their community and ecosystem influences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:265–291
- MAESTRE, FT & J CORTINA (2002) Spatial patterns of surface soil properties and vegetation in a Mediterranean semi-arid steppe. *Plant and Soil* 241:279–291

- MANLY, BFJ (1991) *Randomization and Monte Carlo methods in Biology*. Chapman & Hall, London
- MANSON, RH (2000) Spatial autocorrelation and the interpretation of patterns of tree seed and seedling predation by rodents in old-fields. *Oikos* 91:162–174
- MANSON, RH & EW STILES (1998) Links between microhabitat preferences and seed predation by small mammals in old fields. *Oikos* 82:37–50
- MARES, MA; J MORELLO & G GOLDSTEIN (1985) The Monte desert and other subtropical semi-arid biomes of Argentina, with comments on their relation to North American arid areas. Pp. 203–237 en: M Evenari, I Noy-Meir & DW Goodall, eds. *Hot deserts and arid shrublands*. Elsevier Science, Amsterdam
- MARES, MA & ML ROSENZWEIG (1978) Granivory in North and South American deserts: rodents, birds, and ants. *Ecology* 59:235–241
- MARONE, L (1990) Modifications of local and regional bird diversity after a fire in the Monte Desert, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 63:187–195
- MARONE, L (1991) Habitat features affecting bird species distribution in the Monte desert, Argentina. *Ecología Austral* 1:77–86
- MARONE, L (1992a) Estatus de residencia y categorización trófica de las especies de aves en la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán, Mendoza. *Hornero* 13:207–210
- MARONE, L (1992b) Seasonal and year-to-year fluctuations of bird populations and guilds in the Monte desert, Argentina. *Journal of Field Ornithology* 63: 294–308
- MARONE, L (2005) Los alcances y límites de la investigación en ecología evolutiva. En: *La investigación desde sus protagonistas. Senderos y estrategias*. Editorial de la Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza. En prensa.
- MARONE, L; VR CUETO; FA MILESI & J LOPEZ DE CASENAVE (2004) Soil seed bank composition over desert microhabitats: patterns and plausible mechanisms. *Canadian Journal of Botany* 82:1809–1816
- MARONE, L & ME HORNO (1997) Seed abundance in the central Monte desert, Argentina: implications for granivory. *Journal of Arid Environments* 36: 661–670
- MARONE, L; ME HORNO & R GONZÁLEZ DEL SOLAR (2000a) Post-dispersal fate of seeds in the Monte desert of Argentina: patterns of germination in successive wet and dry years. *Journal of Ecology* 88:940–949
- MARONE, L; J LOPEZ DE CASENAVE & VR CUETO (1997) Patterns of habitat selection by wintering and breeding granivorous birds in the central Monte desert, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 70:73–81
- MARONE, L; J LOPEZ DE CASENAVE & VR CUETO (2000b) Granivory in southern South American deserts: conceptual issues and current evidence. *BioScience* 50:123–132
- MARONE, L; F MILESI; R GONZÁLEZ DEL SOLAR; ET MEZQUIDA; J LOPEZ DE CASENAVE & V CUETO (2002) La teoría de evolución por selección natural como premisa de la investigación ecológica. *Intervención* 27:137–142
- MARONE, L; BE ROSSI & ME HORNO (1998a) Timing and spatial patterning of seed dispersal and redistribution in a South American warm desert. *Plant Ecology* 137:143–150
- MARONE, L; BE ROSSI & J LOPEZ DE CASENAVE (1998b) Granivore impact on soil-seed reserves in the central Monte desert, Argentina. *Functional Ecology* 12:640–645
- MARTIN, P & P BATESON (1986) *Measuring behaviour. An introductory guide*. Cambridge University Press, Cambridge
- MARTIN, TE (1988) On the advantage of being different: nest predation and the coexistence of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 85:2196–2199
- MARTIN, TE (1998) Are microhabitat preferences of co-existing species under selection and adaptive? *Ecology* 79:656–670
- MARTÍNEZ, JA; D SERRANO & I ZUBEROGOITIA (2003) Predictive models of habitat preferences for the Eurasian eagle owl *Bubo bubo*: a multiscale approach. *Ecography* 26:21–28
- MCCALLUM, DA & FR GELBACH (1988) Nest-site preferences of Flammulated Owls in Western New Mexico. *Condor* 90:653–661
- MENTIS, MT (1988) Hypothetico-deductive and inductive approaches in ecology. *Functional Ecology* 2: 5–14
- MESERVE, PL; DA KELT; WB MILSTEAD & JR GUTIÉRREZ (2003) Thirteen years of shifting top-down and bottom-up control. *BioScience* 53:633–646
- MEYER, MD & TJ VALONE (1999) Foraging under multiple costs: the importance of predation, energetic and assessment error costs to a desert forager. *Oikos* 87:571–579
- MEZQUIDA, ET (2003) La reproducción de cinco especies de Emberizidae y Fringillidae en la Reserva de Ñacuñán, Argentina. *Hornero* 18:13–20
- MEZQUIDA, ET (2004) Nest site selection and nesting success of five species of passerines in a South American open *Prosopis* woodland. *Journal of Ornithology* 145:16–22
- MEZQUIDA, ET & L MARONE (2003) Comparison of the reproductive biology of two *Pooecetes* Warbling-finches of Argentina in wet and dry years. *Ardea* 91:251–262
- MILESI, FA; L MARONE; J LOPEZ DE CASENAVE; VR CUETO & E TOMÁS MEZQUIDA (2002) Gremios de manejo como indicadores de las condiciones del ambiente: un estudio de caso con aves y perturbaciones del hábitat en el Monte central, Argentina. *Ecología Austral* 12:149–161
- MISENHELT, MD & JT ROTENBERRY (2000) Choices and consequences of habitat occupancy and nest site selection in Sage Sparrows. *Ecology* 81:2892–2901
- MITCHELL, SC (2005) How useful is the concept of habitat? — a critique. *Oikos* 110:634–638
- MORGAN, RA & JS BROWN (1996) Using giving-up densities to detect search images. *The American Naturalist* 148:1059–1074

- MORRIS, DW (1987) Ecological scale and habitat use. *Ecology* 68:362–369
- MORRIS, DW & DL DAVIDSON (2000) Optimally foraging mice match patch use with habitat differences in fitness. *Ecology* 81:2061–2066
- MORRISON, ML & LS HALL (2002) Standard terminology: toward a common language to advance ecological understanding and application. Pp. 43–52 en: JM Scott, PJ Heglund, ML Morrison, JB Haufler, MG Raphael et al, eds. *Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale*. Island Press, Washington
- MORRISON, ML; BG MARCOT & RW MANNAM (1992) *Wildlife-habitat relationships: concepts and applications*. The University of Wisconsin Press, Wisconsin, EEUU
- MORRISON, SA & DT BOLGER (2002) Variation in a sparrow's reproductive success with rainfall: food and predator-mediated processes. *Oecologia* 133:315–324
- MORSE, DH (1985) Habitat selection in North American parulid warblers. Pp. 131–157 en: ML Cody, ed. *Habitat selection in birds*. Academic Press, Orlando, EEUU
- MORSE, DH (1990) Food exploitation by birds: some current problems and future goals. *Studies in Avian Biology* 13:134–143
- MORTON, SR (1985) Granivory in arid regions: comparison of Australia with North and South America. *Ecology* 66:1859–1866
- MULL, JM & JA MACMAHON (1996) Factors determining the spatial variability of seed densities in a shrub-steppe ecosystem: the role of harvester ants. *Journal of Arid Environments* 32:181–192
- MULL, JM & JA MACMAHON (1997) Spatial variation in rates of seed removal by harvester ants (*Pogonomyrmex occidentalis*) in a shrub-steppe ecosystem. *American Midland Naturalist* 138:1–13
- NATHAN, R & HC MULLER-LANDAU (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15:278–285
- NELSON, JF & RM CHEW (1977) Factors affecting seed reserves in the soil of a Mojave Desert ecosystem, Rock Valley, Nye County, Nevada. *American Midland Naturalist* 97:300–320
- NEWMAN, JA; GM RECER; SM ZWICKER & T CARACO (1988) Effects of predation hazard on foraging “constraints”: patch-use strategies in grey squirrels. *Oikos* 53:93–97
- NONACS, P (2001) State dependent behavior and the marginal value theorem. *Behavioral Ecology* 12:71–93
- NONACS, P & LM DILL (1990) Mortality risk vs. food quality trade-offs in a common currency: ant patch preferences. *Ecology* 71:1886–1892
- NOON, BR (1986) Summary: biometric approaches to modeling — the researcher's viewpoint. Pp. 197–201 en: J Verner, ML Morrison & CJ Ralph, eds. *Wildlife 2000. Modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*. The University of Wisconsin Press, Madison, EEUU
- NOON, BR & WM BLOCK (1990) Analytical considerations for study design. *Studies in Avian Biology* 13:126–133
- NYSTRAND, O & A GRANSTRÖM (1997) Post-dispersal predation on *Pinus sylvestris* seeds by *Fringilla* spp: ground substrate affects selection for seed color. *Oecologia* 110:353–359
- OLLASON, JG (1987) Foraging theory and design. Pp. 549–561 en: AC Kamil, JR Krebs & HR Pulliam, eds. *Foraging Behavior*. Plenum Press, New York
- O'NEIL, LJ & AB CAREY (1986) Introduction: when habitats fail as predictors. Pp. 207–208 en: J Verner, ML Morrison & CJ Ralph, eds. *Wildlife 2000. Modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*. The University of Wisconsin Press, Madison, EEUU
- O'NEILL, RV & AW KING (1998) Homage to St. Michael; or, why are there so many books on scale? Pp. 3–15 en: DL Peterson & VT Parker, eds. *Ecological scale: theory and applications*. Columbia University Press, New York
- ORIAN, GH (2000) Behavior and community structure. *Etología* 8:43–51
- ORIAN, GH & OT SOLBRIG, eds. (1977) *Convergent evolution in warm deserts*. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, EEUU
- ORIAN, GH & JF WITTENBERGER (1991) Spatial and temporal scales in habitat selection. *American Naturalist* 137(Supl.):S29–S49
- OSTERHAUS, MB (1962) Adaptive modifications in the leg structure of some North American warblers. *American Midland Naturalist* 68:474–486
- ÖSTMAN, Ö & AR IVES (2003) Scale-dependent indirect interactions between two prey species through a shared predator. *Oikos* 102:505–514
- PECKARSKY, BL (1998) The dual role of experiments in complex and dynamic natural systems. Pp. 311–324 en: WJ Reserits Jr. & J Bernardo, eds. *Experimental Ecology: issues and perspectives*. Oxford University Press, New York
- PERALTA, IE & BE ROSSI (1997) Guía para el reconocimiento de especies del banco de semillas de la Reserva de la Biosfera de Ñacuñán (Mendoza, Argentina). *Boletín de Extensión Científica de LADIZA* 3:1–24
- PERRY, JN (1998) Measures of spatial pattern for counts. *Ecology* 79:1008–1017
- PERRY, JN & PM DIXON (2002) A new method to measure spatial association for ecological count data. *Ecoscience* 9:133–141
- PERRY, JN; AM LIEBHOLD; MS ROSENBERG; J DUNGAN; M MIRITI; A JAKOMULSKA & S CITRON-POUSTY (2002) Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* 25:578–600
- PERRY, JN; L WINDER; JM HOLLAND & RD ALSTON (1999) Red–blue plots for detecting clusters in count data. *Ecology Letters* 2:106–113

- PETERSON, DL & VT PARKER (1998) *Ecological scale: theory and applications*. Columbia University Press, New York
- PETRAITIS, PS (1998) How can we compare the importance of ecological processes if we never ask, "Compared to what?". Pp. 183–201 en: WJ Resetarits Jr. & J Bernardo, eds. *Experimental Ecology: issues and perspectives*. Oxford University Press, New York
- PIRK, GI; J LOPEZ DE CASENAVE & R POL (2004) Asociación de las hormigas granívoras *Pogonomyrmex pronotalis*, *P. rastratus* y *P. inermis* con caminos en el Monte central. *Ecología Austral* 14:65–76
- PIRK, GI & J LOPEZ DE CASENAVE (en prensa) Diet and seed removal rates by the harvester ants *Pogonomyrmex rastratus* and *Pogonomyrmex pronotalis* in the central Monte desert, Argentina. *Insectes Sociaux*
- POLIS, GA; DH WISE; SD HURD; F SANCHEZ-PIÑERO; JD WAGNER, CT JACKSON & JD BARNES (1998) The interplay between natural history and field experimentation. Pp. 254–280 en: WJ Resetarits Jr. & J Bernardo, eds. *Experimental Ecology: issues and perspectives*. Oxford University Press, New York
- POTVIN, C & DA ROFF (1993) Distribution-free and robust statistical methods: Viable alternatives to parametric statistics. *Ecology* 74:1617–1628
- PRICE, MV & RA CORRELL (2001) Depletion of seed patches by Merriam's kangaroo rats: are GUD assumptions met? *Ecology Letters* 4:334–343
- PRICE, MV & JW JOYNER (1997) What resources are available to desert granivores: seed rain or soil seed bank? *Ecology* 78:764–773
- PRICE, MV & OJ REICHMAN (1987) Distribution of seeds in Sonoran Desert soils: implications for heteromyid rodent foraging. *Ecology* 68:1797–1811
- PULLIAM, HR (1985) Foraging efficiency, resource partitioning and the coexistence of sparrow species. *Ecology* 66:1829–1836
- PULLIAM, HR & F ENDERS (1971) The feeding ecology of five sympatric finch species. *Ecology* 52:557–566
- PULLIAM, HR & GS MILLS (1977) The use of space by wintering sparrows. *Ecology* 58:1393–1399
- PYKE, GH (1984) Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:523–575
- RAE [REAL ACADEMIA ESPAÑOLA] (2001) *Diccionario de la Lengua Española*. 22ª edición. Versión electrónica disponible en Internet: <http://buscon.rae.es/diccionario/drae.htm>
- RAIT, RJ & SL PIMM (1976) Dynamics of bird communities in the Chihuahuan Desert, New Mexico. *Condor* 78:427–442
- REICHMAN, OJ (1979) Desert granivore foraging and its impact on seed densities and distributions. *Ecology* 60:1085–1092
- REICHMAN, OJ (1984) Spatial and temporal variation of seed distributions in Sonoran Desert soils. *Journal of Biogeography* 11: 1–11
- REPASKY, RR (1996) Using vigilance behavior to test whether predation promotes habitat partitioning. *Ecology* 77:1880–1887
- REPASKY, RR & D SCHLUTER (1994) Habitat distributions of wintering sparrows along an elevational gradient: tests of the food, predation and microhabitat structure hypothesis. *Journal of Animal Ecology*: 569–582
- REPASKY, RR & D SCHLUTER (1996) Habitat distribution of wintering sparrows: foraging success in a transplant experiment. *Ecology* 77: 452–460
- RICE, JC; RD OHMART & BW ANDERSON (1986) Limits in a data-rich model: modeling experience with habitat management on the Colorado river. Pp. 79–86 en: J Verner, ML Morrison & CJ Ralph, eds. *Wildlife 2000. Modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*. The University of Wisconsin Press, Madison, EEUU
- ROBERTS, G (1996) Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour* 51:1077–1086
- ROBINSON, SK & RT HOLMES (1982) Foraging behavior of forest birds: the relationships among search tactics, diet and habitat structure. *Ecology* 63:1918–1931
- ROBINSON, SK & RT HOLMES (1984) Effects of plant species and foliage structure on the foraging behavior of forest birds. *Auk* 101:672–684
- ROIG, FA (1981) *Flora y vegetación de la Reserva Forestal de Ñacuñán*. Cuaderno Técnico 3–80. Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas, Mendoza, Argentina.
- ROSENBERG, MS (2001) *PASSAGE. Pattern Analysis, Spatial Statistics, and Geographic Exegesis*. Version 1.1.2.3. Department of Biology, Arizona State University, Tempe, EEUU
- ROTENBERRY, JT & JA WIENS (1981) A synthetic approach to principal component analysis of bird/habitat relationships. Pp. 197–208 en: D Capen, ed. *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*. US Dept. of Agriculture Forest Service Gral. Tech. Report RM-87. Rocky Mountain Forest and Range Experimental Station, Fort Collins, EEUU
- ROTENBERRY, JT & JA WIENS (1998) Foraging patch selection by shrubsteppe sparrows. *Ecology* 79:1160–1173
- RUDOLPH, DC & RN CONNER (1991) Cavity tree selection by Red-Cockaded Woodpeckers in relation to tree age. *Wilson Bulletin* 103:458–467
- RUSSELL, SK & EW SCHUPP (1998) Effects of microhabitat patchiness on patterns of seed dispersal and seed predation of *Cercocarpus ledifolius* (Rosaceae). *Oikos* 81:434–443
- RYTKÖNEN S & I KRAMS (2003) Does foraging behaviour explain the poor breeding success of great tits *Parus major* in northern Europe? *Journal of Avian Biology* 34:288–297
- SAAB, V (1999) Importance of spatial scale to habitat use by breeding birds in riparian forests: a hierarchical analysis. *Ecological Applications* 9:135–151

- SABA, SL & A TOYOS (2003) Seed removal by birds, rodents and ants in the Austral portion of the Monte Desert, Argentina. *Journal of Arid Environments* 53:115–124
- SASSI, PL; J TORT & CE BORGHI (2004) Effect of spatial and temporal heterogeneity on granivory in the Monte Desert, Argentina. *Austral Ecology* 29:661–666
- SAWADA, M (1999) ROOKCASE: an Excel 97/2000 Visual Basic (VB) add-in for exploring global and local spatial autocorrelation. *Bulletin of the Ecological Society of America* 80:231–234
- SCHLUTER, D (1982) Seed and patch selection by Galápagos ground finches: relation to foraging efficiency and food supply. *Ecology* 63:1106–1120
- SCHLUTER, D (1988) The evolution of finch communities on islands and continents: Kenya vs. Galapagos. *Ecological Monographs* 58:229–249
- SCHLUTER, D & RR REPASKY (1991) Worldwide limitation of finch densities by food and other factors. *Ecology* 72:1763–1774
- SCHMIDT, KA (2000) Interactions between food chemistry and predation risk in fox squirrels. *Ecology* 81:2077–2085
- SCHMIDT, KA & JS BROWN (1996) Patch assessment in fox squirrels: the role of resource density, patch size, and patch boundaries. *The American Naturalist* 147:360–380
- SCHNEIDER, KJ (1984) Dominance, predation, and optimal foraging in white-throated sparrow flocks. *Ecology* 65:1820–1827
- SCHOOLEY, RL (1994) Annual variation in habitat selection: patterns concealed by pooled data. *Journal of Wildlife Management* 58:367–374
- SEDGWICK, JA & FL KNOPF (1992) Describing willow flycatcher habitats: scale perspectives and gender differences. *Condor* 94:720–733
- SENF, RL; MB COUGHENOUR; DW BAILEY; LR RITTENHOUSE; OE SALA & DM SWIFT (1987) Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience* 37:798–799
- SERGIO, F; P PEDRINI & L MARCHESI (2003) Adaptive selection of foraging and nesting habitat by black kites (*Milvus migrans*) and its implications for conservation: a multi-scale approach. *Biological Conservation* 112:351–362
- SCHMITT, RJ (1987) Indirect interactions between prey: apparent competition, predator aggregation, and habitat segregation. *Ecology* 68:1887–1897
- SHAFIR, S; TA WAITE & BH SMITH (2002) Context-dependent violations of rational choice in honeybees (*Apis mellifera*) and gray jays (*Perisoreus canadensis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51:180–187
- SHERRY, TW & RT HOLMES (1985) Dispersion patterns and habitat responses of birds in northern hardwood forests. Pp. 283–309 en: ML Cody, ed. *Habitat selection in birds*. Academic Press, Orlando, EEUU
- SHORT, HL & SC WILLIAMSON (1986) Evaluating the structure of habitat for wildlife. Pp. 97–104 en: J Verner, ML Morrison & CJ Ralph, eds. *Wildlife 2000. Modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*. The University of Wisconsin Press, Madison, EEUU
- SHOCHAT, E; SB LERMAN; M KATTI & DB LEWIS (2004) Linking optimal foraging behavior to bird community structure in an urban-desert landscape: field experiments with artificial food patches. *American Naturalist* 164:232–243
- SHUGART, HH, JR. & DL URBAN (1986) Modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates — the researcher's viewpoint. Pp. 425–429 en: J Verner, ML Morrison & CJ Ralph, eds. *Wildlife 2000. Modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*. The University of Wisconsin Press, Madison, EEUU
- SIEGEL, S & NJ CASTELLAN JR. (1988) *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. 2da. edición. McGraw Hill International, Singapur
- SIH, A (1992) Prey uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs. *American Naturalist* 139:1052–1069
- SMITH, KG & JT ROTENBERRY (1990) Quantifying food resources in avian studies: present problems and future needs. *Studies in Avian Biology* 13:3–5
- STATSOFT (2001) *Electronic statistics textbook*. Disponible en Internet: <http://www.statsoft.com/textbook/stathome.html>
- STEELE, BB (1992) Habitat selection by breeding black-throated blue warblers at two spatial scales. *Ornis scandinavica* 23:33–42
- STEPHENS, DW (1990) Foraging theory: up, down, and sideways. *Studies in Avian Biology* 13:444–454
- STEPHENS, DW & JR KREBS (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton
- STEPHENS, PA; RP FRECKLETON; AR WATKINSON & WJ SUTHERLAND (2003) Predicting the response of farmland bird populations to changing food supplies. *Journal of Applied Ecology* 40:970–983
- SUHONEN, J (1993) Predation risk influences the use of foraging sites by tits. *Ecology* 74:1197–1203
- TARABORELLI, PA; M DACAR & SM GIANNONI (2003) Effect of plant cover on seed removal by rodents in the Monte Desert (Mendoza, Argentina). *Austral Ecology* 28:651–657
- THOMAS, DL & EJ TAYLOR (1990) Study designs and tests for comparing resource use and availability. *Journal of Wildlife Management* 54:322–330
- THOMAS, RJ; LA BARTLETT; NM MARPLES; DJ KELLY & IC CUTHILL (2004) Prey selection by wild birds can allow novel and conspicuous colour morphs to spread in prey populations. *Oikos* 106:285–294
- THOMPSON, SD (1982) Microhabitat utilization and foraging behavior of bipedal and quadrupedal heteromyid rodents. *Ecology* 63:1303–1312

- THOMPSON, DB; JH BROWN & WD SPENCER (1991) Indirect facilitation of granivorous birds by desert rodents: experimental evidence from foraging patterns. *Ecology* 72:852–863
- TOLKAMP, BJ & I KYRIAZAKIS (1999) To split behaviour into bouts, log-transform the intervals. *Animal Behaviour* 57:807–817
- TREVES, A (2000) Theory and method in studies of vigilance and aggregation. *Animal Behaviour* 60:711–722
- TUCK, JM & M HASSALL (2004) Foraging behaviour of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscidea) in heterogeneous environments. *Behaviour* 141:233–244
- TYRE, AJ; B TENHUMBERG; SA FIELD, D NIEJALKE; K PARRIS & HP POSSINGHAM (2003) Improving precision and reducing bias in biological surveys: estimating false-negative error rates. *Ecological Applications* 13:1790–1801
- UNDERWOOD, AJ (1991) The logic of ecological experiments: a case history from studies of the distribution of macro-algae on rocky intertidal shores. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom* 71:841–866
- VALONE, TJ & JS BROWN (1989) Measuring patch assessment abilities of desert granivores. *Ecology* 70:1800–1810
- VÁSQUEZ, RA; RO BUSTAMANTE & JA SIMONETTI (1995) Granivory in the Chilean matorral: extending the information on arid zones of South America. *Ecography* 18:403–409
- VEECH, JA (2000) Predator-mediated interactions among the seeds of desert plants. *Oecologia* 124:402–407
- VEPSALAINEN, K & JR SPENCE (2000) Generalization in ecology and evolutionary biology: from hypothesis to paradigm. *Biology and Philosophy* 15:211–238
- VERNER, J; ML MORRISON & CJ RALPH, eds. (1986) *Wildlife 2000. Modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*. The University of Wisconsin Press, Madison, EEUU
- WAGNER, JL (1981) Visibility and bias in avian foraging data. *Condor* 83:263–243
- WALLISDEVRIES, MF; EA LACA & MW DEMMENT (1999) The importance of scale of patchiness for selectivity in grazing herbivores. *Oecologia* 121:355–363
- WALSBERG, GE (1993) Thermal consequences of diurnal microhabitat selection in a small bird. *Ornis Scandinavica* 24:174–182
- WATTS, BD (1991) Effects of predation risk on distribution within and between habitats in Savannah sparrows. *Ecology* 72:1515–1519
- WEALE, ME; D WHITWELL; HE RAISON; DL RAYMOND & JA ALLEN (2000) The influence of density on frequency-dependent food selection: a comparison of four experiments with wild birds. *Oecologia* 124:391–395
- WHALEN, DM & BD WATTS (2000) Interspecific variation in extraction of buried seeds within an assemblage of sparrows. *Oikos* 88:574–584
- WHITTAKER, RH; SA LEVIN & RB ROOT (1973) Niche, habitat and ecotope. *American Naturalist* 107:321–338
- WHITTINGHAM, MJ; SJ BUTLER; JL QUINN & W CRESSWELL (2004) The effect of limited visibility on vigilance behaviour and speed of predator detection: implications for the conservation of granivorous passerines. *Oikos* 106: 377–385
- WHITTINGHAM, MJ & KL EVANS (2004) The effects of habitat structure on predation risk of birds in agricultural landscapes. *Ibis* 146(Supl. 2):210–220
- WHITTINGHAM, MJ & HM MARKLAND (2002) The influence of substrate on the functional response of an avian granivore and its implications for farmland bird conservation. *Oecologia* 130:637–644
- WIENS, JA (1976) Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7:81–120
- WIENS, JA (1981) Scale problems in avian censusing. *Studies in Avian Biology* 6:513–521
- WIENS, JA (1985a) Habitat selection in variable environments: shrub-steppe birds. Pp. 227–251 en: ML Cody, ed. *Habitat selection in birds*. Academic Press, Orlando, EEUU
- WIENS, JA (1985b) Vertebrate responses to environmental patchiness in arid and semiarid ecosystems. Pp. 169–193 en: STA Pickett & PS White, eds. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press Inc., Orlando, EEUU
- WIENS, JA (1989) *The ecology of bird communities*. Cambridge University Press, Cambridge
- WIENS, JA (1991) The ecology of desert birds. Pp. 278–310 en: GA Polis, ed. *The ecology of desert communities*. University of Arizona Press, Tucson, EEUU
- WIENS, JA; JT ROTENBERRY & B VAN HORNE (1987) Habitat occupancy patterns of North American shrubsteppe birds: the effects of spatial scale. *Oikos* 48:132–147
- WILLIAMS, BK (1983) Some observations of the use of discriminant analysis in ecology. *Ecology* 64:1283–1291
- WILLSON, MF (1971) Seed selection in some North American finches. *Condor* 73:415–429
- WILLSON, MF (1974) Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55:1017–1029
- WINDER, L; CJ ALEXANDER; JM HOLLAND; C WOOLLEY & JN PERRY (2001) Modelling the dynamic spatio-temporal response of predators to transient prey patches in the field. *Ecology Letters* 4:568–576
- WINKLER, H & B LEISLER (1985) Morphological aspects of habitat selection in birds. Pp. 415–434 en: ML Cody, ed. *Habitat selection in birds*. Academic Press, Orlando, EEUU
- WOLDA, H (1990) Food availability for an insectivore and how to measure it. *Studies in Avian Biology* 13:38–43
- WOLF, BO & GE WALSBERG (1996) Thermal effects of radiation and wind on a small bird and implications for microsite selection. *Ecology* 77: 2228–2236

- WOLF, B (2000) Global warming and avian occupancy of hot deserts; a physiological and behavioral perspective. *Revista Chilena de Historia Natural* 73:387–392
- WOLF, BO; KM WOODEN & GE WALSBERG (1996) The use of thermal refugia by two small desert birds. *Condor* 98:424–428
- WOOTTON, JT (1994) The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25:443–466
- XU, X & LV MADDEN (2003) Considerations for the use of SADIE statistics to quantify spatial patterns. *Ecography* 26:821–830
- ZAR, JH (1996) *Biostatistical analysis*. 3ª edición. Prentice Hall, Upper Saddle River, EEUU
- ZWICKER, SM & JR WALTERS (1999) Selection of pines for foraging by Red-Cockaded Woodpeckers. *Journal of Wildlife Management* 63:843–852
-
-