Biblioteca Digital
F C E N - U B A

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

Tesis Doctoral

Influencia de la estructura de la vegetación y del alimento sobre el uso del espacio por las aves granívoras del desierto del Monte Central

Zarco, Agustín

2016-03-22

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:
Zarco, Agustín. (2016-03-22). Influencia de la estructura de la vegetación y del alimento sobre el uso del espacio por las aves granívoras del desierto del Monte Central. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:
Zarco, Agustín. "Influencia de la estructura de la vegetación y del alimento sobre el uso del espacio por las aves granívoras del desierto del Monte Central". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2016-03-22.

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

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

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Influencia de la estructura de la vegetación y del alimento sobre el uso del espacio por las aves granívoras del desierto del Monte central

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área CIENCIAS BIOLÓGICAS

BIÓL. AGUSTÍN ZARCO

Directores de tesis: DR. VÍCTOR R. CUETO
DR. JAVIER N. LOPEZ DE CASENAVE

Consejero de Estudios: DR. JAVIER N. LOPEZ DE CASENAVE

Lugar de trabajo: ECODES (Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto)
IADIZA, CCT-Conicet Mendoza

Buenos Aires, 22 de Marzo de 2016

INFLUENCIA DE LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN Y DEL ALIMENTO SOBRE EL USO DEL ESPACIO POR LAS AVES GRANÍVORAS DEL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL

Resumen

Dependiendo de las diferentes restricciones dietarias y de los recursos que utilizan las aves para sus actividades sus comportamientos pueden verse afectados de diferente manera ante cambios en la abundancia del alimento o en la estructura del hábitat. En este trabajo se analizó cómo estos dos factores modifican en el desierto del Monte central el uso del espacio por parte de tres aves granívoras: *Zonotrichia capensis,* un granívoro generalista, *Saltatricula multicolor,* un graminívoro, y *Poospiza torquata,* graminívoro en la temporada no reproductiva. Durante la etapa reproductiva, a escala de hábitat, se encontró que *S. multicolor* ante la disminución de la abundancia de alimento y de la cobertura arbórea aumentó la superficie defendida, mientras que *Z. capensis* no modificó su territorio. A escala de microhábitat, la selección de perchas para cantar no difirió para ninguna de las especies en ambientes con diferente estructura de la vegetación. Durante la temporada no reproductiva se observó que los patrones de movimiento de individuos juveniles y la dispersión natal difiere entre las aves granívoras: mientras *S. multicolor* posee dispersión natal retrasada, *Z. capensis* y *P. torquata* abandonan la zona de cría al finalizar el período de dependencia alimenticia. La abundancia de alimento afectó también la estructura de las bandadas invernales, ya que una disminución del alimento provocó un decrecimiento en el tamaño de las bandadas y en la proporción de aves granívoras que las forman. Las evidencias sugieren que en la porción central del desierto del Monte el efecto que ejercen el alimento y la estructura del hábitat en el uso del espacio por las aves granívoras es especie-específico y depende de las características de éstas.

VEGETATION STRUCTURE AND FOOD INFLUENCE IN THE SPACE USE BY GRANIVOROUS BIRDS IN THE CENTRAL MONTE DESERT

Abstract

Birds behaviour could be differently influenced by changes in food abundance and habitat structure, depending on dietary restrictions and resources use. In these study was analyzed how those factors modified the use of space of three seed-eating birds in the central Monte desert during the breeding and non- breeding seasons: *Zonotrichia capensis*, a granivorous generalist, *Saltatricula multicolor,* a grass specialist, and *Poospiza torquata*, a grass specialist in the non-breeding season. During the breeding season and considering at an habitat scale, *S. multicolor* increased their territorial area due to the lack of food abundance and tree cover, while *Z. capensis* did not. At a microhabitat scale, there was no difference in song perch selection for any species besides the vegetation structure differences between environments. On the other hand, during the non-breeding season the movement patterns of young individuals and natal dispersal differed among species: *S. multicolor* shows a delayed natal dispersal and *Z. capensis* and *P. torquata* leaved their natal area after the nutritional dependence period. The structure of wintering flocks was affected by food abundance: size and seed-eating birds proportion in the flocks dimished with food decrease. This study results suggest that in the central Monte desert, food and habitat structure affect the space use, being species-specific and depending on bird characteristics.

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis pudo ser realizada gracias al apoyo y la colaboración de muchas personas e instituciones. Principalmente quiero agradecer a mi director de doctorado y de becas, el Dr. Víctor Cueto, por toda la paciencia y el esfuerzo a lo largo de estos años. A mi codirector de doctorado, Dr. Javier Lopez de Casenave, por sus correcciones puntillosas, y por enviar ese mail mensualmente a la Agencia. Al Dr. Luis Marone, co-director de becas, por las conversaciones e ideas compartidas.

A la Dra. M. Cecilia "Taty" Sagario por la enorme ayuda en el campo, por los extensos (y enriquecedores) debates sobre la tesis, por los consejos, por siempre estar dispuesta a dar una mano, por alojarme *nosecuantasveces* en Bs As y un (largo) etc.

Al resto del grupo Ecodes, con quienes compartí campo y laboratorio, tanto a los "menducos" (Rodrigo, Sergio) como a los "porteños" (Caro, Laura, Lucía, Bea, Fer). A mi ex compañeros de laboratorio, Juan Manuel y Gilda.

Esta tesis no se hubiera podido realizar sin la ayuda de pasantes de campo. Especialmente quiero agradecer a Nico Gizzi, Jero Sosa, Matías Ruiz, Guille Galvani, Natalia Algarañaz, Martín Quero, Ania Gil, Daniela Valdés, Facundo Ciperanni, la Catanga y La Íride. Particularmente, al Vet. Pablo Cuervo que con su gran destreza con el bisturí salvó una campaña (y mi mano).

Al IADIZA por darme el lugar de trabajo, y al cuerpo de Guardaparques de Ñacuñán (quienes no sólo colaboraron en ocasiones en los muestreos, sino que hicieron posible la estadía en Ñacuñán cada vez que se rompía la bomba de agua), particularmente, a los guardaparques Esteban Rosales, Alfredo Reta, David López y Fernando Jara. A la comisión de co-manejo de la reserva.

Al Dr. Alex Jahn por enseñarme a colocar los transmisores, a Guillermo López García, y a todo el Laboratorio de Toxicología Ambiental, del Instituto de Medicina y Biología Experimental de Cuyo (IMBECu) dónde evalué las muestras de artrópodos. A Paula Presti por la ayuda con los SIG.

A los amigos Ñacuñenses, especialmente a Tránsito y Antonio Blanco, Mariano, Vero, Pelado, Pilo y Filo. Por los permisos para entrar a las estancias privadas, a Lucas Merljak y a la familia Araya.

A los Cachivachez: Rama, Daniel, Fede, Sofi, Juli, Paula, Mili, Sol, Marian, Caro, Mae. A todos los amigos de la CC-Córdoba, especialmente Hernán, Nico, Seba, Mauri, Naty, Euge, Anibal, Gonza, Vicky, Mata, Sergio. A los amigos de escalada, sobre todo a Seba, Juan y Juan. A Iara por todo el apoyo. A Ecosistemas Argentinos. A Gustavo Serrano, Valeria Catalfo, Fidel Baschetto, Carlos Acosta, Juan Carlos Chebez, Heber Sosa, Gustavo Aprile, Paula Presti, Paulo Llambías, Sebastián Flores, Adriana Zapata, Sebastián Martín y Pablo Cuervo por la amistad y largas charlas. A Juan manuel Ríos, Guille López y Sofía Papú.

A mis viejos y mis hermanos (Seba, Tincho, Sofi y Cabeza) por todo el apoyo, y más de una vez, subsidiarme.

A la Agencia de Promoción Científica y Técnica por otorgarme una beca para comenzar el doctorado (2009-2012) y a Conicet por otorgarme otra para finalizarlo (2013-2015). A Neotropical Grassland Conservancy, a la Universidad de Buenos Aires, y a la Agencia de Promoción Científica y Técnica por subsidiar parte de los muestreos. A la Colección Ornitológica del IADIZA. A la Universidad de Buenos Aires por darme esta posibilidad.

A mis padres, Diana y Juanjo,
Por mostrarme un camino.

A Doña Tránsito y Don Antonio,
Por mostrarme los secretos de Ñacuñán

ÍNDICE

RESUMEN …… 2

ABSTRACT …… 3

AGRADECIMIENTOS …… 4

DEDICATORIA …… 5

ÍNDICE ……... 6

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL …… 8

CAPÍTULO II. DESCRIPCIÓN DEL SISTEMA DE ESTUDIO …….. 13

El desierto del Monte ……..... 14

La Reserva de Biósfera de Ñacuñán …….. 15

Las comunidades vegetales en Ñacuñán …….. 17

Las aves granívoras en Ñacuñán …….. 19

CAPÍTULO III. INFLUENCIA DEL ALIMENTO Y LA ESTRUCTURA DEL HÁBITAT SOBRE EL COMPORTAMIENTO TERRITORIAL DE LAS AVES GRANÍVORAS DEL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL…..... …… 22

Introducción ……..... 23

Métodos ……..... 25

Muestreo de aves y tamaño de los territorios ……..... 25

Cuantificación de la abundancia de alimento …… 27

Estructura del hábitat ……..…… 30

Resultados ……. 31

Tamaño del Territorio ……..... 31

Abundancia de alimento …….. 35

Estructura del hábitat …….. 36

Discusión ……. 38

Capítulo IV. USO DEL ESPACIO A ESCALA DE MICROHÁBITAT POR LAS AVES GRANÍVORAS DURANTE LA ESTACIÓN REPRODUCTIVA EN EL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL ……..... 42

Introducción ……. 43

Métodos ……..... 45
Resultados ……. 48
Discusión ……. 52

Capítulo V. PATRONES DE MOVIMIENTO DE JUVENILES DE AVES GRANÍVORAS EN EL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL ……. 56
Introducción …… 57
Métodos ……..... 58
Anillado de Juveniles ……. 58
Distancia de Dispersión Natal ……. 59
Movimientos Dispersivos y Predispersivos …….. 60
Resultados …… 62
Distancia de Dispersión Natal ……. 62
Movimientos Predispersivos ……. 63
Discusión ……..…. 64

Capítulo VI. INFLUENCIA DE LA ABUNDANCIA DE ALIMENTO SOBRE LA FORMACIÓN DE BANDADAS INVERNALES DE AVES GRANÍVORAS EN EL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL……..... 68
Introducción ……..….. 69
Métodos ……..... 72
Resultados …… 74
Discusión …… 78

Capítulo VII. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS …… 83
Efectos de la vegetación y el alimento sobre el tamaño de los territorios 85
Efectos de la vegetación y el alimento sobre el uso de perchas …….. 86
Patrones de movimiento de individuos juveniles ……... 87
Características de las bandadas y efectos del alimento sobre ellas …… 87

BIBLIOGRAFÍA ……...……. 90

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

El universo obliga a quienes lo pueblan a entenderlo. Aquellos seres que se topan en su experiencia cotidiana con un confuso revoltillo de eventos imprevisibles y carentes de regularidad se encuentran en un grave peligro. El universo les pertenece a quienes, al menos en cierta medida, lo han descifrado.

Carl Sagan

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

En ecología, la comprensión de mecanismos es fundamental. Una aproximación mecanísmica brinda la posibilidad de elaborar predicciones cuantitativas, incrementar el poder de resolver (y discriminar) los procesos responsables de un determinado patrón, interpretar una comunidad biológica desde distintos niveles, e incluso, realizar generalizaciones (Mahner y Bunge 1997, Werner 1998). Pero como los mecanismos generalmente no pueden ser observados, deben ser deducidos y luego corroborados empíricamente (Wiens 1989a), para lo cual son necesarios diseños experimentales *ad hoc* (James y McCulloch 1985) sobre la base de un amplio conocimiento de la historia natural de las especies estudiadas y del ambiente donde habitan (Marone y Bunge 1998).

El estudio del uso del espacio es indispensable para comprender la estructura y la dinámica de las poblaciones y comunidades animales (Brown y Orians 1970, Nathan *et al.* 2008), ya que en última instancia los movimientos individuales afectan importantes parámetros demográficos como la inmigración y la emigración. Muchos de los estudios realizados sobre el tema se basan en la descripción de patrones (e.g., quién, cuándo y hacia dónde se mueve un organismo, qué ambiente prefiere o selecciona para realizar cierta actividad, cuánta superficie utiliza, etc.), sin prestar atención a los procesos por los cuales ocurren y sus consecuencias ecológicas y evolutivas (Jones 2001, Nathan *et al.* 2008, Holyoak *et al.* 2008).

Los patrones de uso del espacio pueden estar afectados por diferentes factores que actúan a distintas escalas (Wiens *et al.* 1987, Orians y Wittenberger 1991, Saab 1999, Fryxell *et al.* 2008). Las aves, por ejemplo, se encuentran fuertemente influenciadas por el alimento y las características estructurales del ambiente a escala de hábitat y microhábitat (Cody 1985, Baker *et al.* 2009). La abundancia de los ítems alimenticios presentes en el ambiente puede condicionar el tamaño del territorio y del área de acción, el comienzo de la migración o la decisión de movilizarse solitariamente o en grupos (Pyke 1984, Cody 1985, Jones 2001). Las características estructurales del hábitat, por su parte, condicionan el riesgo percibido de predación o la disponibilidad de sitos de

nidificación (Rotenberry 1985, Cody 1985 Whittingham y Evans 2004). Estos factores ecológicos, externos a las especies, son denominados causas próximas (Jaksic y Marone 2007, Nathan *et al.* 2008). Otros factores que derivan de la inercia o restricciones filogenéticas, las llamadas causas últimas, también afectan el uso del espacio, por ejemplo, al determinar la capacidad que tienen los individuos de consumir diferentes alimentos (Pyke 1978, Sabat *et al.* 1998) o la plasticidad para utilizar distintos sustratos para nidificar (Misenhelter y Rotenberry 2000, Forstmeier y Weiss 2004). Ambos tipos de causas actúan simultáneamente, condicionando el uso del espacio de los individuos (Nathan *et al.* 2008).

En esta tesis se evalúa cómo algunas causas próximas y últimas influyen en el uso del hábitat por parte de tres especies de aves granívoras de desierto. La tesis forma parte de un programa de investigación más amplio cuyo objetivo general es analizar los efectos recíprocos entre los pastos y sus consumidores y las posibles consecuencias de esos efectos sobre la dinámica de estas plantas en ambientes áridos de Argentina. En ese marco adquiere importancia el conocimiento del papel que cumplen las aves como consumidores de semillas de gramíneas y el efecto del recurso semillas sobre las poblaciones de sus consumidores en el Monte central. El objetivo central de la tesis es estudiar cómo *los cambios en la abundancia de alimento y en la estructura y composición de la vegetación afectan a la dinámica del uso del espacio de las aves granívoras en el desierto del Monte central*.

Las aves granívoras del desierto del Monte central poseen una marcada preferencia (Cueto *et al.* 2006) y selección (Marone *et al*. 2008) por las semillas de gramíneas, por lo que se espera que ante variaciones en la abundancia de éstas, el comportamiento espacial de las aves sufra modificaciones. El pastoreo por ganado produce una disminución en la cobertura de pastos y en la abundancia de semillas de gramíneas en el banco del suelo (Pol *et al.* 2010). La Reserva de Biosfera de Ñacuñán, donde se llevó a cabo este estudio, posee exclusión ganadera, lo que la convierte en un excelente sitio para realizar experimentos de campo comparativos, derivados del contraste entre el interior y el exterior de la reserva (Pol *et al.* 2014). Además, la reserva posee dos ambientes con marcadas diferencias estructurales: el algarrobal, un bosque abierto con predominio de *Prosopis flexuosa*, y el jarillal, un arbustal de *Larrea cuneifolia*. A pesar de que ambos ambientes poseen una composición específica y una

abundancia de semillas de gramíneas similar en sus bancos del suelo (Marone y Horno 1997), sus diferencias estructurales pueden afectar a las aves ya que éstas, por ejemplo, evitan alimentarse lejos de los árboles (Milesi *et al.* 2008) y seleccionan ciertos arbustos para nidificar (Mezquida 2004). Las diferencias en la abundancia de alimento (entre algarrobales con y sin pastoreo) y en la estructura del ambiente (entre algarrobales y jarillales) generan un escenario propicio para comparar el uso del espacio en las dos situaciones y poner a prueba los posibles mecanismos involucrados.

El objetivo central de la tesis se desglosa en cuatro objetivos particulares, cada uno de los cuales integra un capítulo (Fig. 1), a los que se suman una breve introducción al tema (Capítulo I), la descripción de los hábitats y las especies estudiadas (Capítulo II) y un resumen de los resultados de cada capítulo y las perspectivas a futuro de cada tema (Capítulo VII).

Tres de los capítulos centrales (III, IV y VI) intentan develar los mecanismos que generan las variaciones en los patrones del uso del espacio y son estudios experimentales de campo con hipótesis explicativas y predicciones. En ellos se evalúan los cambios en los recursos alimenticios y estructurales del hábitat, en los que se basan las respectivas hipótesis. Los capítulos III y IV intentan explicar cómo el alimento y la estructura de la vegetación influyen sobre la defensa territorial de las aves granívoras durante la temporada reproductiva. En el capítulo III se analizan patrones a escala de hábitat y en el IV a escala de microhábitat. El capítulo V es un estudio observacional (*sensu* James y McCulloch 1985) que apunta a describir el patrón de movimiento de los juveniles. Como se estudian tanto la dispersión natal como los movimientos predispersivos y dispersivos, fue realizado tanto durante la temporada reproductiva como la no reproductiva. Finalmente, en el capítulo VI se indaga el efecto de los cambios en la abundancia del alimento sobre el agrupamiento de aves granívoras en bandadas durante la temporada no reproductiva.

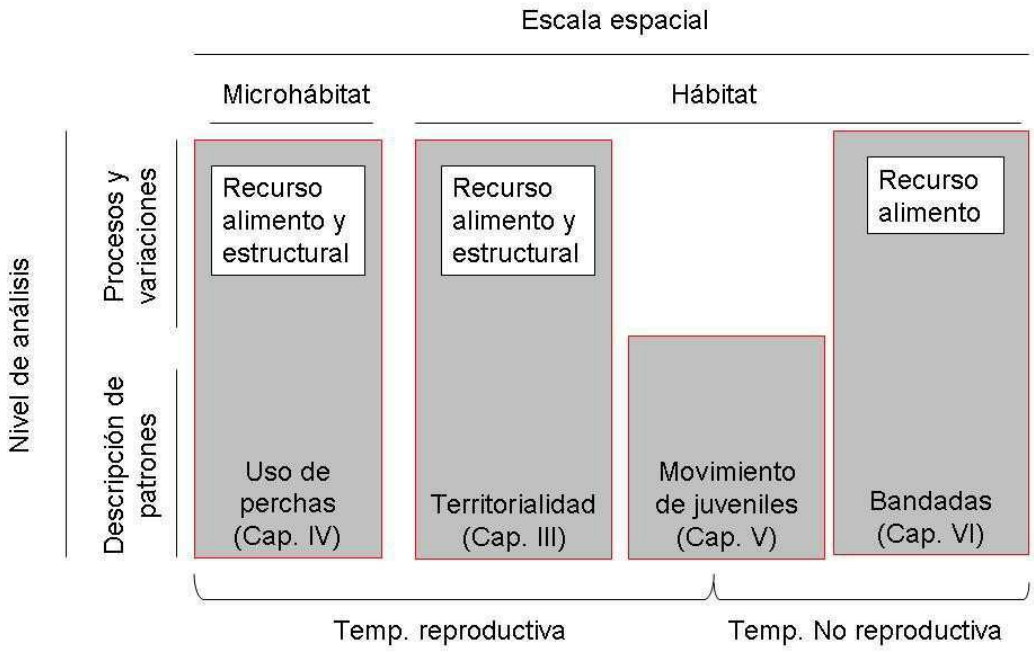

Fig. 1. Escala espacial, nivel de análisis y temporada en la cual se realizó cada uno de los estudios que conforman los capítulos centrales de esta tesis. En los recuadros blancos se indica el recurso sobre el cuál se basaron las hipótesis.

Para realizar estos estudios se seleccionaron tres especies de aves passeriformes granívoras, que fueron elegidas por sus características como especies modelo: existe amplia bibliografía sobre su historia natural en el sitio de estudio, son abundantes y, aunque todas son granívoras, poseen diferencias en sus hábitos alimenticios (ver detalles en el capítulo II).

CAPÍTULO II

DESCRIPCIÓN DEL SISTEMA DE ESTUDIO

Hay bosques espesos que obstruirían absolutamente el paso si no hubiese el cuidado de prenderlos fuego de tiempo en tiempo para dejar despejado el camino, el cual va encajonado por bastante trecho.

Haenke, 1794 (en su travesía por los bosques del Monte central)

CAPÍTULO II

DESCRIPCIÓN DEL SISTEMA DE ESTUDIO

El desierto del Monte

Según Cabrera (1976)[1], la Provincia Biogeográfica del Monte es una extensa franja de más de 2000 km que se encuentra comprendida desde los 24º35'S hasta los 44º20'S y entre los 62º54'O y los 69º05'O, cubriendo una superficie de más de 46 millones de ha. Limita con otras provincias fitogeográficas áridas o semiáridas como el Chaco, el Espinal, la Puna, la Andina y la Patagónica (Morello 1958; Roig *et al.* 2009). A pesar de tener una gran extensión latitudinal, posee cierta homogeneidad biológica como consecuencia de una similitud climática y geomorfológica.

La aridez del Monte se debe principalmente a dos causas: por un lado, los Andes y las Sierras Pampeanas actúan como barrera orográfica, de manera que la humedad oceánica del Pacífico y del Atlántico es depositada antes de que las corrientes lleguen a esta región. Por otro lado, los centros de baja presión ubicados al norte de Argentina y en la Patagonia movilizan las masas de aire nubosas hacia otros sectores, donde se producen las lluvias (Labraga y Villalba 2009). El 70% de las lluvias se produce en la estación estival (excepto en la porción sur del Monte, donde las lluvias se distribuyen homogéneamente a lo largo del año). La precipitación promedio anual varía entre los 80 y 350 mm (Labraga y Villalba 2009). Las temperaturas promedio anuales varían muy poco en toda la extensión del Monte, entre 13,4º y 17,5º C. Los inviernos son fríos y los veranos muy cálidos (menos en la porción sur, Cabrera 1976, Roig *et al.* 2009, Labraga y Villalba 2009).

Geomorfológicamente, el Monte se puede dividir en tres distritos (Morello 1958, Cabrera 1976, pero ver Roig *et al.* 2009): (a) uno Norteño o Tucumano-Salteño (donde

[1] Existen cuestionamientos a la clasificación (y a los límites) de las regiones biogeográficas propuesta por Cabrera (e.g. Ribichich 2002, Morrone 2015). El Monte, en particular, fue identificado como tal por primera vez por Lorentz (1876), pero fue Holmberg (1898) quien lo definió como unidad geográfica con claridad. Si bien algunos autores consideran diferentes los límites de esta región a la seguida aquí (ver por ejemplo Morello 1958, Cabrera y Willink 1973, Roig *et al.* 2009, Morrone 2006, 2014, 2015), debido a que el sitio donde se realizó el presente estudio se encuentra en una zona central, y no en una zona "de conflicto limítrofe", no resulta trascendente ahondar en estos debates.

aparecen bolsones, laderas bajas y valles intermontanos); (b) uno Austral o Pampeano (de mesetas bajas y grandes valles); y (c) uno Central (de "travesías", enormes llanuras que nacen al pie de los cordones montañosos y terminan cerca del río Desaguadero) (Roig *et al.* 1992). Este último, donde se llevó a cabo este estudio, se podría definir como un gigantesco arbustal salpicado de bosques, pastizales y peladales dispersos (Roig *et al*. 2009). Las estepas arbustivas, la formación vegetal predominante a lo largo del Monte, están constituídas principalmente por especies del género *Larrea* (*L. nitida* en el sur y oeste del Monte, *L. divaricata* y *L. cuneifolia* en el resto). La diversidad y abundancia de herbáceas es variable tanto a escala local como regional. El estrato arbóreo, cuando existe, está representado generalmente por especies del género *Prosopis* (especialmente *P. flexuosa* y *P. caldenia*), aunque también se pueden encontrar *Salix humboldtiana*, *Trichocereus terscheckii*, *Acacia visco, Jodina rhombifolia, Geoffrea decorticans, Prosopis alba, Prosopis nigra* y *Bulnesia retama* (Morello 1958, Cabrera 1976, Demaio *et al.* 2015).

Los bosques en el Monte central se presentan en márgenes de ríos o bien donde la napa freática es poco profunda (Villagra *et al.* 2005a, Perosa *et al.* 2014). En la provincia de Mendoza existen tres grandes áreas boscosas que representan el 27% de la superficie cubierta por el desierto del Monte en la provincia (Villagra *et al.* 2010): una en la región sureste, en el departamento de General Alvear (dentro de la Travesía de La Varita) donde predomina *P. caldenia*, otra en el noreste, en el departamento de Lavalle (en la Travesía de Guanacache y donde se encuentra la Reserva Provincial Bosques de Telteca, Roig *et al.* 1992) y otra en el centro-este, en el departamento Santa Rosa (en la Travesía de Tunuyán), donde se encuentra la Reserva de Biósfera de Ñacuñán. En las dos últimas predomina *P. flexuosa* (algarrobo dulce, Villagra *et al.* 2005a).

La Reserva de Biosfera de Ñacuñán

Entre 1907 y 1937 los bosques de la porción central de Mendoza sufrieron una gran explotación maderera, principalmente con el fin de producir carbón (con el que se destilaba gas para alumbrar la ciudad de Mendoza) y postes para el cultivo de la vid (Abraham 2001, Rojas *et al.* 2009). Esto, sumado a la facilidad de transportar la leña a

través del ferrocarril, hizo que en el sector de Ñacuñán[2] se produjera una considerable merma en el número de algarrobos (Rojas *et al.* 2009).

La Reserva de Biósfera de Ñacuñán (12800 ha, 34º02'S, 67º58'O; Fig 1) fue creada con el fin de proteger parte de la masa boscosa del sector (su denominación inicial como área protegida fue "Reserva Forestal de Ñacuñán"). Fue creada en 1961 bajo la Ley Provincial 2821/61 y quedó bajo jurisdicción de la Dirección Provincial de Bosques. A partir de 1969 comenzó a hacerse cargo de la reserva el IZAZ (hoy IADIZA, Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas) y hoy se encuentra co-manejada por esta institución y la Secretaría de Recursos Naturales Renovables de la provincia de Mendoza. En 1986 ingresó al Programa de Reservas del Hombre y de la Biosfera (MaB), dependiente de la UNESCO, y desde entonces recibe el nombre de Reserva de Biósfera de Ñacuñán. Además, es considerada un Área de Importancia para la Conservación de las Aves (AICA, Cueto y Lopez de Casenave 2007).

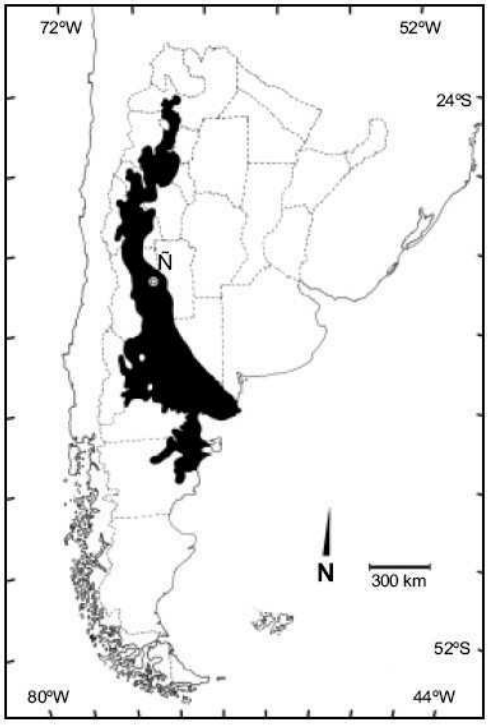

Fig. 1. Región Fitogeográfica del Monte, y ubicación de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán (Ñ). Tomado de Lopez de Casenave 2001.

[2] El vocablo "Ñacuñán" proviene del mapuche *Neyku-ñan*, que significa "Aguilucho blanco". Fue el nombre de un cacique mapuche malargüino, con quien el Gral. San Martín parlamentara en septiembre de 1816 (aprovechándose de los lazos de este cacique con el ejército realista de Chile) un falso plan acerca del cruce de los Andes. Gracias a que el Ejército de los Andes fue delatado ante las tropas realistas por Neyku-ñan, estas últimas erraron el sitio donde emboscarlos al otro lado de la cordillera (Archivo General de la Provincia de Mendoza, 2015).

En la actualidad, luego de más de medio siglo de protección, los bosques de la reserva no sufren extracción maderera, mientras que esta actividad fuera del área protegida se restringe al uso doméstico para calefacción (Abraham 2001, Villagra *et al.* 2009). La exclusión del ganado en la reserva comenzó en 1971, pero en los campos aledaños la cría extensiva de ganado (principalmente bovinos) es la principal actividad económica del sector (Guevara *et al.* 1997). Si bien los bosques del Monte central han sido muy afectados por incendios (Cesca *et al.* 2014), particularmente en el sector de Ñacuñán éstos han sido escasos en tiempos recientes; el último se produjo en 1986 y afectó 45 ha de la reserva (Marone 1990). Dicha perturbación ocurrió a más de cinco kilómetros de los sitios puntuales donde se realizó la presente tesis, por lo que no fue tenido en cuenta al elaborar este estudio.

Las comunidades vegetales en Ñacuñán

Este estudio se desarrolló en las dos comunidades vegetales principales que se encuentran en Ñacuñán: el *algarrobal* y el *jarillal*. Existen otros ambientes (e.g., medanales, jarillales de *L. divaricata*, retamales, zampales, peladales y ciénagas), pero ocupan una superficie mucho más restringida (Roig 1971).

El algarrobal (Fig 2) ocupa el 70% de la superficie de la reserva (Rossi 2004), y es un bosque abierto (i.e., las copas de los árboles dominantes no se tocan entre sí, quedando espacio vacío entre ellos) con tres estratos bien definidos. El estrato arbóreo está representado principalmente por el algarrobo dulce (*P. flexuosa*), que puede alcanzar hasta 7 m de altura y por lo general presenta varios fustes debido a que gran parte del bosque fue talado a principios del siglo XX y la mayor parte de los árboles son rebrotes. En este estrato hay también chañar (*Geoffroea decorticans*) y, en menor medida, retamo (*Bulnesia retama*). El estrato arbustivo está dominado por la jarilla *Larrea divaricata*, pero están presenten otros arbustos como el piquillín (*Condalia microphylla*), el atamisque (*Capparis atamisquea*), los llaollines (*Lycium* spp.), la zampa (*Atriplex lampa*) y la jarilla *Larrea cuneifolia.* El estrato herbáceo está dominado por gramíneas, siendo las más abundantes *Pappophorum caespitosum, Aristida mendocina, Trichloris crinita, Sporobolus cryptandrus, Setaria leucopila* y *Jarava* (*Stipa*) *ichu*, aunque también hay dicotiledóneas, cuya cobertura es muy variable entre años (Marone 1991), como *Chenopodium papulosum, Phacelia artemisioides,*

Sphaeralcea miniata, Parthenium hysterophorus, Glandularia mendocina y *Lappula redowskii* (Villagra y Villalba 2001, Rossi 2004).

Fig. 2. Vista general del Algarrobal en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán.

La producción de semillas de gramíneas en el algarrobal es muy variable, y está regulada por los pulsos estivales de precipitaciones (Pol *et al.* 2010), pero se ve fuertemente influenciada por la presencia de ganado fuera de la reserva (Pol *et al.* 2014). El consumo de las plantas de gramíneas por parte del ganado vacuno durante la temporada lluviosa fuera de los límites del área protegida (Guevara *et al.* 1996) produce una disminución de su cobertura y, concomitantemente, la abundancia de semillas de gramíneas disminuye notoriamente en el banco del suelo (entre 70 y 90 %; Pol *et al.* 2014).

El jarillal es un arbustal de 2 a 3 m de altura en el que la jarilla (*L. cuneifolia*) es la planta dominante. Ocupa el 24% de la superficie de la reserva y se distribuye a lo largo de franjas orientadas en sentido este-oeste que acompañan suelos franco-arcillosos. Posee una baja densidad de *P. flexuosa* y *G. decorticans* y una alta densidad de arbustos bajos como *Lycium tenuispinosum* y *L. chilense.* El estrato herbáceo está dominado por *T. crinita, P. caespitosum* y *Digitaria californica* (Marone *et al.* 1997, Rossi 2004). La composición y abundancia del banco de semillas del jarillal son similares a los del algarrobal (Marone y Horno 1997).

Fig. 3. Vista general del Jarillal en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán.

Las aves granívoras en Ñacuñán

El ensamble de aves granívoras de Ñacuñán está conformado por especies de passeriformes y de otros órdenes (Tinamiformes, Psittaciformes, Columbiformes), pero este estudio está centrado en tres passeriformes que pertenecen al elenco estable y tienen una alta abundancia: el Chingolo o Gorrión Criollo (*Zonotrichia capensis*), el Pepitero Chico o Viravira (*Saltatricula multicolor*) y la Monterita de Collar o Vizcachita (*Poospiza torquata*) (Fig. 4). La afinidad taxonómica de estas especies se encuentra en discusión, pero estudios recientes sitúan a la primera en la familia Emberizidae y a las otras dos en Thraupidae (Burns *et al.* 2014, Barker *et al.* 2015).

Zonotrichia capensis (18 g) posee una amplia distribución, encontrándose en prácticamente todo el Neotrópico desde Costa Rica hasta Tierra del Fuego (solo está ausente en la Amazonia central) y desde la costa hasta los 4200 msnm (Ridgely y Tudor 1989). Es un ave sumamente plástica en cuanto a los ambientes que habita, ocupando desiertos, selvas, áreas rurales y ciudades (Ridgely y Tudor 1989). En el desierto del Monte central, su densidad es similar en algarrobales y jarillales (Marone *et al.* 1997) y

aumenta considerablemente en invierno (Marone *et al.* 1997) debido a la llegada de individuos de las subespecies migratorias *Z. capensis australis* y *Z. capensis choraules* (Sagario *et al.* 2014). Construye nidos de tipo copa abierta (Mezquida 2003) que en el desierto del Monte están ubicados principalmente en el suelo, entre pastos (Mezquida 2003). Posee un éxito reproductivo cercano al 10% (Mezquida y Marone 2001). Se alimenta principalmente desde el suelo (Lopez de Casenave *et al.* 2008, Milesi et al. 2008), pudiendo escarbar para buscar semillas (Cueto *et al.* 2013). Posee una marcada preferencia por las semillas de gramíneas (Cueto *et al.* 2001, 2006), quizás debido al alto contenido de almidón que éstas poseen (Ríos *et al.* 2012a). Sin embargo, posee la capacidad de detoxificar compuestos químicos secundarios de semillas de dicotiledóneas herbáceas (Ríos y Mangione 2010, Ríos *et al.* 2012b, 2014), lo que posibilita que pueda consumirlas en mayor proporción que otros granívoros (Marone *et al.* 2008) y que, ante la disminución de las gramíneas aumente su consumo de semillas de dicotiledóneas herbáceas (Olmedo 2013, Camín *et al.* 2015, Valdés 2015). Su oportunismo y flexibilidad alimenticia hace que sus poblaciones no se vean tan reducidas como las de otras especies ante una disminución en la abundancia de sus semillas preferidas (López-Calleja 1995, Marone 1991, Gonnet 2001, Milesi *et al.* 2002, Sagario *et al. datos no publ.*). Al igual que las otras dos especies en estudio, incorpora una baja proporción de invertebrados en su dieta (Lopez de Casenave *et al.* 2008).

Fig. 4. Especies de aves en estudio. A: *Zonotrichia capensis,* B: *Saltatricula multicolor* y C: *Poospiza torquata.*

Saltatricula multicolor (21 g) tiene una distribución restringida a las zonas templadas del Cono Sur de América del Sur (Argentina, Paraguay, Uruguay, Bolivia y Brasil; Ridgely y Tudor 1989, Bellagamba *et al.* 2013). Sus nidos también son copas abiertas (Mezquida 2003) y para ubicarlos selecciona arbustos bajos como *C. atamisquea* y *A. lampa* (Mezquida 2004). En el desierto del Monte su éxito

reproductivo es bajo (alrededor del 10%), principalmente debido a la alta predación que sufren las nidadas (Mezquida y Marone 2001). Recoge su alimento directamente desde las plantas o desde el suelo (Lopez de Casenave *et al.* 2008, Milesi et al. 2008), pero no consume semillas enterradas (Cueto *et al.* 2013). Posee una marcada preferencia por las semillas de gramíneas y evita las de hierbas dicotiledóneas (Cueto *et al.* 2006). Es especialista en gramíneas (i.e. es graminívoro), ya que casi el 99% de su dieta está conformado por estas semillas (Marone *et al.* 2008), posiblemente debido al alto contenido de almidón, y al bajo contenido de compuestos fenólicos que éstas poseen (Ríos *et al.* 2012a, 2012b). Se ha observado que su dieta prácticamente no varía cuando se reduce la abundancia de sus semillas preferidas, tanto en situaciones controladas (Marone *et al.* 2015) como en el ambiente (Olmedo 2013, Valdés 2015). Esta especialización alimenticia sería la razón por la cual reduce considerablemente su abundancia cuando disminuye la disponibilidad de semillas de gramíneas (Milesi *et al.* 2002, Pol *et al.* 2014, Sagario *et al. datos no publ*).

Poospiza torquata (10 g) posee una distribución similar a la de *S. multicolor* (Ridgely y Tudor 1989). Su nido es una copa abierta de pequeño tamaño (Mezquida 2003, Mezquida y Marone 2003) que construye principalmente sobre *G. decorticans* y *A. lampa* (Mezquida y Marone 2003, Mezquida 2004). Posee un bajo éxito reproductivo, menor al 8% (Mezquida y Marone 2001). Su dieta se basa en artrópodos durante la temporada reproductiva y en semillas de gramíneas durante la no reproductiva (Marone *et al.* 2008, Sánchez y Blendinger 2014). Durante el invierno consume las semillas directamente desde las espigas de las gramíneas, posándose sobre ellas o en ramas bajas de arbustos y árboles cercanas (Lopez de Casenave et al. 2008, Milesi *et al.* 2008). Selecciona las semillas de gramíneas y evita las de hierbas dicotiledóneas (Marone *et al.* 2008, Sánchez y Blendinger 2014), incluso en los campos pastoreados (Olmedo 2013). Al igual que *S. multicolor*, durante la etapa no reproductiva sus poblaciones se ven reducidas cuando disminuye la abundancia de semillas de gramíneas (Blendinger y Ojeda 2001, Gonnet 2001, Sagario *et al. datos no publ.*).

CAPÍTULO III

INFLUENCIA DEL ALIMENTO Y LA ESTRUCTURA DEL HÁBITAT SOBRE EL COMPORTAMIENTO TERRITORIAL DE LAS AVES GRANÍVORAS DEL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL

Yellow bird, you are alone
in singing and in flying on,
in laughing and in leaving.

Pynk Floyd

CAPÍTULO III

INFLUENCIA DEL ALIMENTO Y LA ESTRUCTURA DEL HÁBITAT SOBRE EL COMPORTAMIENTO TERRITORIAL DE LAS AVES GRANÍVORAS DEL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL

Introducción

Si bien el concepto de "territorio" ha sido definido (y utilizado) por distintos autores de manera muy diversa (hay al menos 49 definiciones diferentes en la bibliografía; Maher y Lott 1995), el territorio suele considerarse como la superficie de terreno defendida de otros congéneres (Swingland y Greenwood 1984). La demarcación de un territorio por parte de los machos puede contribuir a la atracción de hembras para constituir una pareja, la exclusión de otros individuos para que no utilicen los recursos que se encuentran en el área y para evitar las cópulas extrapareja de las hembras (Stutchbury y Morton 1995). Es importante diferenciar territorialidad de área de acción, ya que éste último término (cuya definición ha sido también causa de debate, Kie *et al.* 2010) hace referencia al área que involucra no solo el territorio defendido, sino también la zona donde busca alimento, se aparea, nidifica o protege a su descendencia (Powell 2000).

El comportamiento de defensa territorial se encuentra presente en un gran número de especies animales y en aves en particular ha recibido especial atención, ya que puede afectar la dinámica de sus poblaciones (Brown 1964, Newton 1992, 1998, pero ver Adams 2001). En aves es usualmente llevado a cabo por los machos, con una demarcación del territorio principalmente por medio del canto, aunque también suceden persecuciones o luchas con individuos conespecíficos, o incluso pertenecientes a otras especies (Robinson y Terborgh 1995, Dhondt 2012).

Si bien el tamaño del territorio dentro una misma especie puede variar en un orden de magnitud en una misma situación ambiental entre distintos individuos (e.g., Wiens 1973, Anich *et al.* 2009), se ha observado que la superficie defendida por los machos de

una misma especie aumenta a mayor latitud (Terborgh *et al.* 1990, Stutchbury y Morton 2000) o con incrementos de la aridez (Khoury y Boulad 2010). Sin embargo, estos patrones tendrían como causa última la variación en la abundancia de alimento (Temeles 1987) o la estructura del hábitat (Smith y Shugart 1987), que le permitirían al ave en última instancia regular su *fitness* (Welty y Baptista 1990).

Brown (1964) propuso que la defensa del territorio debe ocurrir únicamente cuando los beneficios energéticos superan los costos de defender la superficie. En base a esta idea, Carpenter y Macmillen (1976) desarrollaron un modelo predictivo en el cual el animal defiende el territorio únicamente cuando el alimento se encuentra dentro de ciertos límites: si la productividad de alimento es demasiado baja, los costos de defender el territorio no son energéticamente rentables, mientras que cuando la productividad es alta, no es necesaria la exclusividad del acceso al alimento. Dentro de esos límites, el ave puede invertir energía en defender su territorio, existiendo una relación inversa entre tamaño del territorio y abundancia del alimento (Powell 2000). Esta relación entre tamaño de territorio y disponibilidad de alimento ya ha sido ampliamente corroborada en diversas especies de aves (e.g. Stenger y Falls 1959, Brown 1975, Dunk y Cooper 1994, Marshall y Cooper 2004). Sin embargo, otros estudios (Myers *et al.* 1979, Schoener 1983, Amstrong 1992, Adams 2001 Brown y Long 2006) no mostraron cambios en la superficie de terreno defendida ante un cambio en la abundancia de alimento, probablemente debido a que algunas especies de aves son plásticas en cuanto a su dieta, o que el territorio de algunas especies no es determinado por el alimento. Incluso se ha llegado a observar el patrón inverso, en donde hay una relación positiva entre alimento y superficie defendida (Arvdisson *et al.* 1997).

Asimismo, ha sido propuesta una relación inversa entre la complejidad estructural del hábitat y el tamaño del territorio, aunque se le ha prestado una notable menor atención que a la relación alimento-territorio (Maher y Lott 2000). La estructura del hábitat podría estar relacionada con su calidad (e.g. por poseer mejores sitios de nidificación, refugio ante predadores), y podría a raíz de esto ser causante de cambios en la superficie defendida (Smith y Shugart 1987, Marshall y Cooper 2004).

Trabajos previos realizados en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán y alrededores mostraron que los algarrobales sin pastoreo poseen una mayor abundancia de aves granívoras que los algarrobales sujetos a pastoreo (Gonnet 2001, Milesi *et al.* 2002, Sagario *et al. datos no publ*., ver Capítulo VI) y que los jarillales (Marone *et al*. 1997). Resulta plausible entonces que el cambio en la abundancia de alimento (como el que

genera el pastoreo al reducir la abundancia de semillas de gramíneas, Pol *et al.* 2014) y el cambio estructural del hábitat (como ocurre entre jarillales y algarrobales, aunque la composición y abundancia de semillas en sus bancos de suelo es similar, Marone y Horno 1997) afecten el tamaño de los territorios que defienden las aves granívoras.

El objetivo del presente capítulo es responder la pregunta: *¿Ante variaciones en la abundancia de alimento y en la estructura del hábitat, los machos de las aves granívoras del Monte central varían su comportamiento territorial?* La hipótesis planteada es que *el tamaño del territorio defendido por los machos está relacionado negativamente con la abundancia del recurso alimenticio y con la complejidad estructural*. Las predicciones de dicha hipótesis son: a) debido a la diferencia en la abundancia de alimento, los territorios de las aves granívoras en algarrobales pastoreados serán de mayor tamaño que en algarrobales sin pastoreo, y b) debido a la menor complejidad estructural de los jarillales, la superficie defendida por las aves granívoras será mayor en este ambiente que en los algarrobales.

Métodos

Muestreo de aves y estimación del tamaño de los territorios

La hipótesis fue puesta a prueba con machos de *Zonotrichia capensis hypoleuca* (durante todo el capítulo se hará referencia a esta subespecie residente como *Z. capensis*) y *Saltatricula multicolor*. Estas especies fueron seleccionadas debido a que son un buen modelo de estudio, ya que si bien ambas son granívoras poseen diferencias en sus hábitos alimenticios (eg. Cueto *et al* 2006, Lopez de Casenave *et al.* 2008, Marone *et al.* 2008, 2015) por su estatus de residencia (Marone 1992a, Sagario *et al.* 2014), por su mayor abundancia en comparación con otras especies (Marone 1992b), porque no muestran respuesta territorial interespecifica (Sagario y Cueto 2014c) y por el amplio conocimiento de su historia natural en el Monte central (ver Capítulo II). Particularmente en el desierto del Monte central, Sagario y Cueto (2014a) observaron para estas dos especies que solo los machos defienden un área activamente y lo hacen únicamente durante la temporada reproductiva.

El estudio se llevó a cabo en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán y en un campo privado aledaño donde se realiza cría extensiva de ganado, ubicados en el desierto del Monte central (ver capítulo II). Se seleccionaron seis parcelas de 15 ha (300 m x 500 m) que fueron subdividas en cuadrantes de 25 m de lado. Dos estaban ubicadas en algarrobales (bosques abiertos de *Prosopis flexuosa*) sin pastoreo, dos en algarrobales donde se realiza cría extensiva de ganado y dos en jarillales (arbustales con predominancia de *Larrea cuneifolia*) sin pastoreo. Los pares de parcelas de cada tipo de ambiente se encontraban separados por una distancia mínima de 800 m y eran similares en su estructura vegetal y composición de especies.

Las parcelas fueron monitoreadas durante las estaciones reproductivas 2011-2012 y 2012-2013. En las cuatro parcelas ubicadas en los algarrobales y jarillales sin pastoreo se realizó un muestreo intensivo de aves mediante la técnica de captura-marcado-recaptura. Las aves fueron capturadas con 15 redes de niebla de 12 m de largo (38 mm de malla). Las redes fueron dispuestas en cada parcela separadas entre sí por 75-100 m (Ralph *et al.* 1996). En cada ocasión de muestreo las redes estuvieron ubicadas en el mismo lugar. Los muestreos se realizaron en las cuatro estaciones del año. En cada estación y tipo de hábitat, las redes fueron operadas durante 3 días consecutivos desde el amanecer hasta no más de 4 horas después de la salida del sol. Las aves capturadas por primera vez se marcaron con anillos de aluminio numerados y con anillos de colores de combinación única, para su identificación en el campo. Para todos los individuos capturados o recapturados se registró la ubicación de la red en la que fueron atrapados.

Después de la sesión de captura primaveral, los individuos fueron relocalizados a través de un intenso esfuerzo de búsqueda en cada parcela durante la primavera y primeros días de verano. Cada vez que se localizó un individuo defendiendo su territorio por medio del canto, se registró su ubicación en la parcela con un posicionador satelital. La discriminación de individuos no anillados (sea porque no pudieron ser capturados y marcados, porque el anillo no se alcanzó a diferenciar o porque se encontraban en las parcelas de los algarrobales pastoreados donde no se realizó anillado) se realizó por medio del registro de cantos simultáneos en distintas perchas de despliegue.

Las áreas de los territorios fueron estimadas mediante el método del Mínimo Polígono Convexo (Worton 1987), es decir, el polígono de menor tamaño que incluye todos los puntos donde el individuo se encontraba defendiendo su territorio. Solo se tuvieron en cuenta registros de cantos realizados a una distancia menor a 100 m del observador. Para los análisis, sólo se tuvieron en cuenta territorios con más de 10 puntos

de despliegue. La superficie de los territorios fue calculada con el programa QGIS 1.8.0 Lisboa (Quantum GIS Development Team 2012), con la utilización de la extensión AniMove 1.3.3 (Boccacci *et al.* 2013).

Se comparó la superficie de los territorios de cada especie en los distintos ambientes (algarrobal sin pastoreo vs. pastoreado y algarrobal sin pastoreo vs. jarillal) en ambas temporadas reproductivas por medio de un ANOVA de dos factores (ambiente y temporada, cada uno con dos niveles; Zar 2010). Se corroboró que los datos cumplieran con los supuestos de normalidad por medio de la prueba de Shapiro-Wilks modificada (en caso de no cumplirla fueron transformados por medio de logaritmo natural; Zar 2010) y homocedasticidad por la prueba de Levene (Balzarini *et al.* 2008). Debido a que el número de unidades experimentales en los distintos tratamientos no se encontraba balanceado, se utilizó la suma de cuadrados tipo III (Zar 2010). Puesto que se utilizaron los datos de tamaño de los territorios en los algarrobales sin pastoreo en los dos análisis, el nivel de Error de Tipo I para cada prueba estadística se ajustó mediante la Corrección de Bonferroni (i.e., α para cada prueba = 0,025; Zar 2010). Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa estadístico InfoStat versión 2012 (Di Rienzo *et al.* 2012).

Cuantificación de la abundancia de alimento

La estimación de abundancia de semillas se realizó utilizando trampas de lluvia de semillas (ver Price y Joyner 1997). De esta manera se puede medir efectivamente el 'banco potencial de semillas'; esto es, la producción reciente de semillas durante la dispersión primaria (Marone *et al.* 2004). Las trampas se mantuvieron activas por periodos de tres meses, de manera que se cuantificó la abundancia de semillas estacionalmente de manera ininterrumpida: inicialmente colocadas en diciembre, las trampas fueron reemplazadas tras concluir el verano (marzo), otoño (junio), invierno (septiembre) y primavera (diciembre) de cada año. Las trampas consisten en embudos plásticos de 4,5 cm de diámetro insertos en frascos plásticos (ver fig. 1a). El embudo no permite que los insectos que entran en el frasco puedan salir llevándose las semillas y el diámetro del vástago (1 cm) es suficientemente estrecho como para evitar que las aves o los roedores puedan remover las semillas que caen en el frasco. La boca del embudo se encontraba a 1 cm sobre el nivel del suelo para evitar el ingreso de semillas que ya se

encontraban en el suelo. En la base de los frascos se realizaron pequeños agujeros para permitir el drenaje, de manera que no colapsen en época de precipitaciones abundantes y para evitar la formación de hongos que dañen las semillas. Estos orificios eran lo suficientemente pequeños como para evitar la pérdida de semillas.

Se establecieron 10 estaciones de muestreo separadas por 50 m a lo largo de dos transectas de 250 m cada una, en cada uno de los tres ambientes. En cada estación se instalaron las trampas en dos micrositios: dos trampas separadas entre 50-75 cm en áreas abiertas (a más de 1 m de la cobertura de árboles y arbustos) y dos trampas bajo la cobertura de una planta de *Larrea* spp. con un diámetro mayor a 1,5 m. En los ambientes de algarrobal sin pastoreo y jarillal las trampas estuvieron activas entre la primavera de 2009 y de 2012, mientras que en el algarrobal bajo pastoreo estuvieron activas desde la primavera de 2011 hasta la de 2012 inclusive. Es importante destacar que de las 40 trampas colocadas en cada estación en cada ambiente, algunas fueron desechadas del análisis por ser removidas por animales (principalmente zorros y ganado en el área pastoreada).

Se examinó el material que cayó en las trampas bajo lupa estereoscópica y se registró el número de semillas viables (aquellas que no colapsan cuando son presionadas con pinzas) de cada especie como una estimación del total de semillas que llegaron al suelo durante cada período de muestreo. Las semillas fueron identificadas utilizando la guía de Peralta y Rossi (1997). Para el caso de *Pappophorum* sp. se contabilizó el número de cariopses presentes, ya que sus diásporas pueden contener más de uno. Las semillas fueron agrupadas en tres clases: (a) gramíneas de semilla grandes (de masa mayor a 0,1 mg): *Aristida mendocina, Trichloris crinita, Diplachne dubia, Pappophorum* sp.*, Setaria leucopila, Digitaria californica, Bouteloua barbata*; (b) gramíneas pequeñas (de masa igual o menor a 0,1 mg): *Jarava* (*Stipa*) *ichu, Sporobolus cryptandrus, Eragrostis cilianensis, Neobouteloua lophostachya, Cottea* sp.; y (c) dicotiledóneas herbáceas: *Conyza* sp.*, Heliotropium mendocinum, Lappula redowskii, Phacelia artemisioides, Descurainia* sp.*, Sphaeralcea miniata, Chenopodium papulosum*, *Verbena* sp.*, Parthenium histerophorus, Glandularia mendocina, Junellia aspera* y *Verbesina encelioides*. Este agrupamiento en gramíneas grandes, chicas y dicotiledóneas herbáceas responde a la selección y preferencia que hacen las aves estudiadas de cada tipo de semilla (Cueto *et al.* 2006, Marone *et al.* 2008, Camín *et al.* 2015*,* Valdés 2015). Semillas de arbustos y árboles como *Larrea cuneifolia, L.*

divaricata, Capparis atamisquea y *Prosopis flexuosa* no fueron incluidas en el análisis ya que las aves no las consumen (ver Capítulo II).

Se estimó la abundancia de semillas de cada grupo promediando primero el número de semillas encontradas en las dos trampas en cada micrositio (suelo desnudo y bajo *Larrea* spp.), luego se obtuvo un promedio con los valores de los dos micrositios y finalmente para cada período del año se obtuvo el promedio de las 10 estaciones de muestreo. La abundancia de semillas anual para cada ambiente se obtuvo sumando los promedios de cada período del año, a partir del verano y hasta la primavera siguiente. Se realizó un ANOVA de dos factores para evaluar las diferencias entre ambientes (algarrobal sin pastoreo vs algarrobal pastoreado y algarrobal sin pastoreo vs jarillal) y años, habiendo antes corroborado que cumplían con los supuestos de normalidad (Prueba de Shapiro-Wilks modificada) y homocedasticidad (Prueba de Levene); el Error de Tipo I de cada prueba estadística fue ajustado con la corrección de Bonferroni (Zar 2010).

La abundancia de artrópodos se evaluó mediante trampas de caída, las cuales consistieron en frascos de plástico de 250 ml (diámetro: 10 cm) enterrados a nivel del suelo (Fig 1b). Cada frasco contenía 100 ml de propilenglicol como liquido conservante, otros 100 ml de agua, unas pocas gotas de detergente comercial (para romper la tensión superficial y así evitar que los insectos floten) y sal de mesa (para evitar el consumo del contenido por parte de mamíferos y aves). Se establecieron 5 estaciones de muestreo separadas por 50 m a lo largo de una transecta de 500 m en cada uno de los tres ambientes, que fueron operadas durante 96 h. En cada estación se instaló una trampa en un micrositio abierto (a más de 1 m de la cobertura de árboles y arbustos) y otra bajo la cobertura de una planta de *Larrea* spp. con un diámetro de copa mayor a 1,5 m. El muestreo se realizó en algarrobales sin pastoreo y jarillales en 2011, y en simultáneo en los tres ambientes en 2012.

Se contabilizaron todos los artrópodos de tamaño entre 1 mm y 1 cm, ya que las aves estudiadas consumen artrópodos en ese rango (Valdés *et al. datos no publ*.). Los artrópodos colectados en cada muestra fueron clasificados hasta nivel de orden (las hormigas fueron consideradas como un grupo en sí mismo, ya que constituyen la mayor porción de los insectos consumidos por *Z. capensis* y *S. multicolor*, Valdés *et al. datos no publ*.). Los individuos pertenecientes a cada orden de cada muestra fueron secados en estufa a 40ºC durante 48 hs y pesados en una balanza de precisión (± 0,01 mg).

Para cada estación de muestreo se calculó el promedio del peso seco de cada orden en cada micrositio. Luego fueron sumados los valores de todos los órdenes de cada estación de muestreo y para obtener el valor de biomasa de artrópodos totales se promediaron los valores de las estaciones de muestreo por ambiente. Para evaluar las diferencias entre ambientes, los datos fueron analizados con una Prueba de Wilcoxon (habiendo antes corroborado que cumplían con los supuestos de homocedasticidad por medio de la Prueba de Levene; Zar 2010). El Error de Tipo I de cada prueba estadística se ajustó mediante la corrección de Bonferroni, siguiendo a Zar (2010).

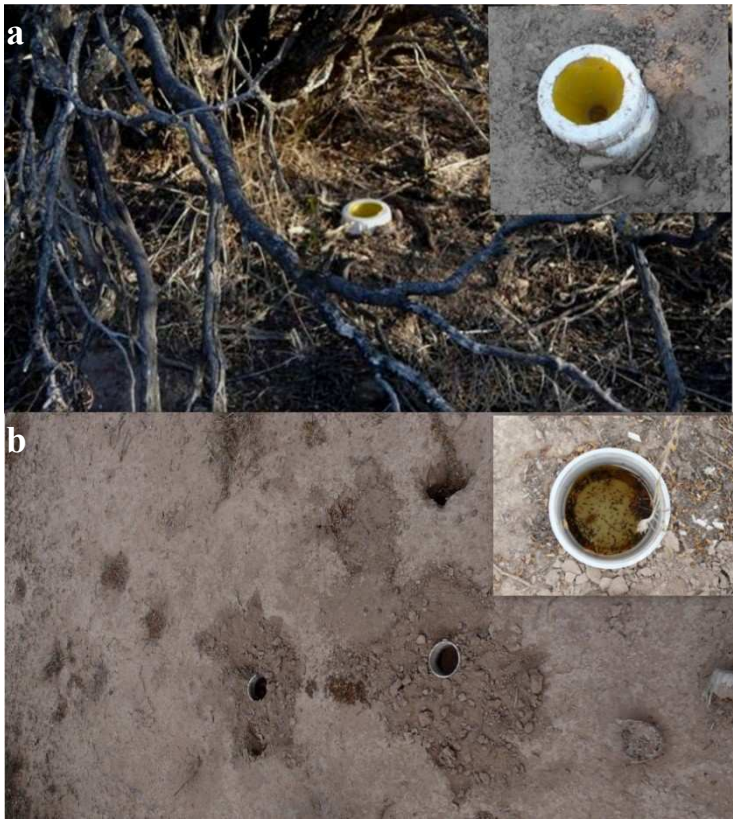

Fig. 1. Trampas de lluvia de semilla para calcular el banco de semillas potencial (a) y trampas de caída de invertebrados (b).

Estructura del hábitat

Se estimó la estructura del hábitat de cada uno de los tres ambientes a través de un muestreo de cobertura de las especies arbustivas y arbóreas (*Prosopis flexuosa, Geoffroea decorticans, Larrea* spp., *Condalia microphylla* y *Capparis atamisquea,* aunque debido a su similar estructura, estas últimas dos especies fueron unificadas en

los análisis) y del perfil de altura de la vegetación. Este se construyó registrando las especies de plantas que tocaban una vara vertical (graduada cada 25 cm) que fue posicionada en 189 puntos dentro de cada una de las seis parcelas. Los puntos se ubicaron con una orientación y una distancia al azar entre 0 y 12 m medidas a partir de cada una de las marcas ubicadas cada 25 m en cada parcela. La comparación de la cobertura de cada especie vegetal y de cada estrato entre algarrobales sin pastoreo y jarillales, y entre algarrobales sin y con pastoreo se realizó con la prueba de diferencia de dos proporciones (Marascuilo y McSweeney 1977, Zar 2010). El Error de Tipo I de cada prueba estadística se ajustó mediante la corrección de Bonferroni, siguiendo a Zar (2010).

Resultados

Tamaño del territorio

La superficie territorial defendida por *Zonotrichia capensis* (Figs. 2A y 4) en algarrobales sin y con pastoreo fue similar ($F_{1, 57} = 0{,}16$, $P = 0{,}6905$), y no se observó efecto del año ($F_{1, 57} = 0{,}70$, $P = 0{,}4080$) ni se encontró interacción entre estos factores ($F_{3, 55} = 0{,}62$, $P = 0{,}4349$).

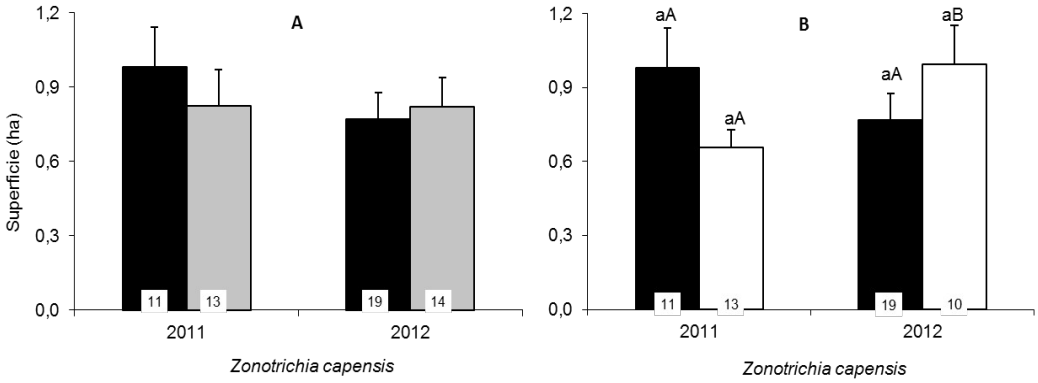

Fig. 2. Tamaño promedio (+ error estándar) de los territorios de *Zonotrichia capensis* en algarrobales sin pastoreo (barras negras), algarrobales con pastoreo (barras grises), y jarillales (barras blancas) en el desierto del Monte central. Se muestran comparaciones de efectos simples: letras minúsculas indican comparaciones entre ambientes en cada temporada reproductiva, letras mayúsculas indican comparaciones de cada ambiente entre años. Se indica en la base de cada barra el número de territorios para cada grupo de datos.

En cuanto a la comparación de la superficie defendida entre algarrobales y jarillales, (Figs. 2B y 4) se encontró una interacción significativa entre los factores ambiente y año ($F_{1, 49}$ = 5,67, P = 0,0212), con diferencias significativas en la superficie defendida en los jarillales en 2011 y 2012 (efectos simples: $F_{1, 49}$ = 5,93, P =0,0186).

Para *Saltatricula multicolor*, los territorios en algarrobales con pastoreo fueron mayores que los ubicados en los algarrobales sin pastoreo (Figs. 3A y 5, $F_{1, 33}$ = 29,25, P < 0,0001), no habiéndose encontrado diferencias entre años ($F_{1, 33}$ = 0,57, P < 0,4563) ni interacción significativa entre los factores año y ambiente ($F_{1, 31}$ = 4,56, P = 0,0408,).

Para esta especie las superficies de los territorios defendidos en algarrobales sin pastoreo y jarillales (Figs. 3B y 5) tuvieron diferencias significativas ($F_{1, 29}$ = 17,38, P = 0,0003), siendo de mayor tamaño en los jarillales. Además, los territorios fueron de mayor tamaño en 2011 que en 2012 ($F_{1, 29}$ = 6,04, P = 0,0209), no habiéndose observado interacciones estadísticamente significativas entre los factores año y ambiente ($F_{1, 26}$ = 0,87, P = 0,3583).

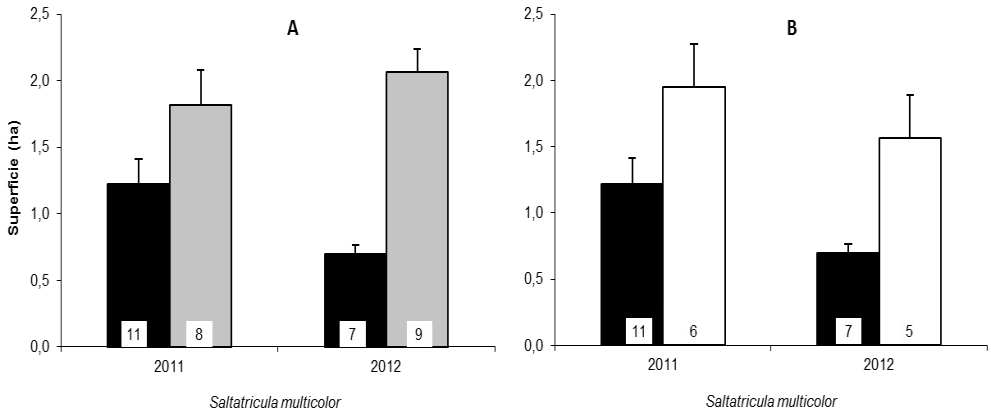

Fig 3. Tamaño promedio (+ error estándar) de los territorios de *Saltatricula multicolor* en algarrobales sin pastoreo (barras negras), algarrobales con pastoreo (barras grises), y jarillales (barras blancas) en el desierto del Monte central. Se indica en la base de cada barra el número de territorios para cada grupo de datos.

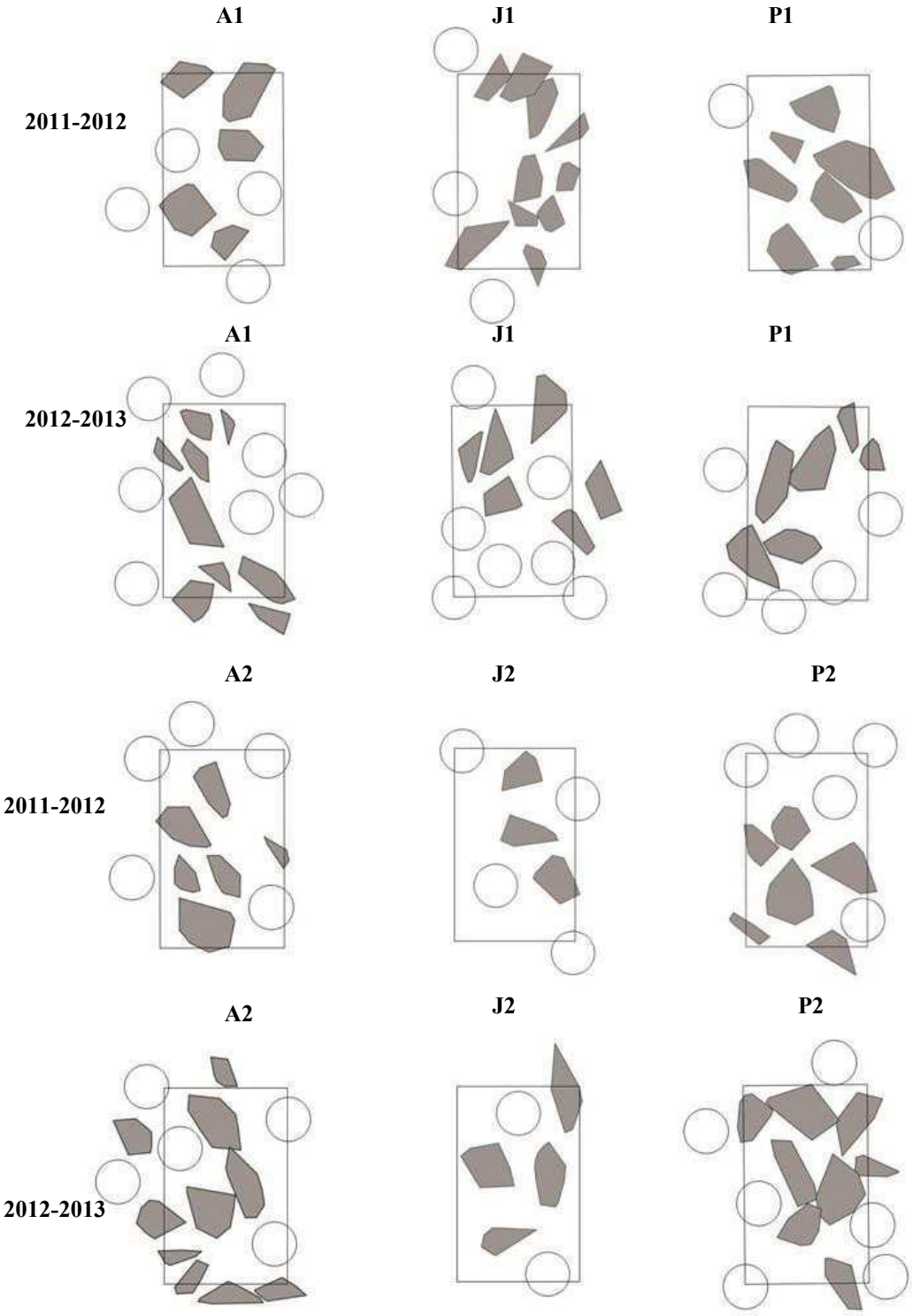

Fig 4. Territorios de *Zonotrichia capensis* en parcelas de 15 ha (300 x 500 m, rectángulo) en algarrobales sin pastoreo (A1 y A2), jarillales (J1 y J2) y algarrobales con pastoreo (P1 y P2) durante las temporadas reproductivas de 2011-2012 y 2012-2013. Los círculos representan la ubicación de territorios de otros individuos de los que se obtuvieron menos de 10 registros.

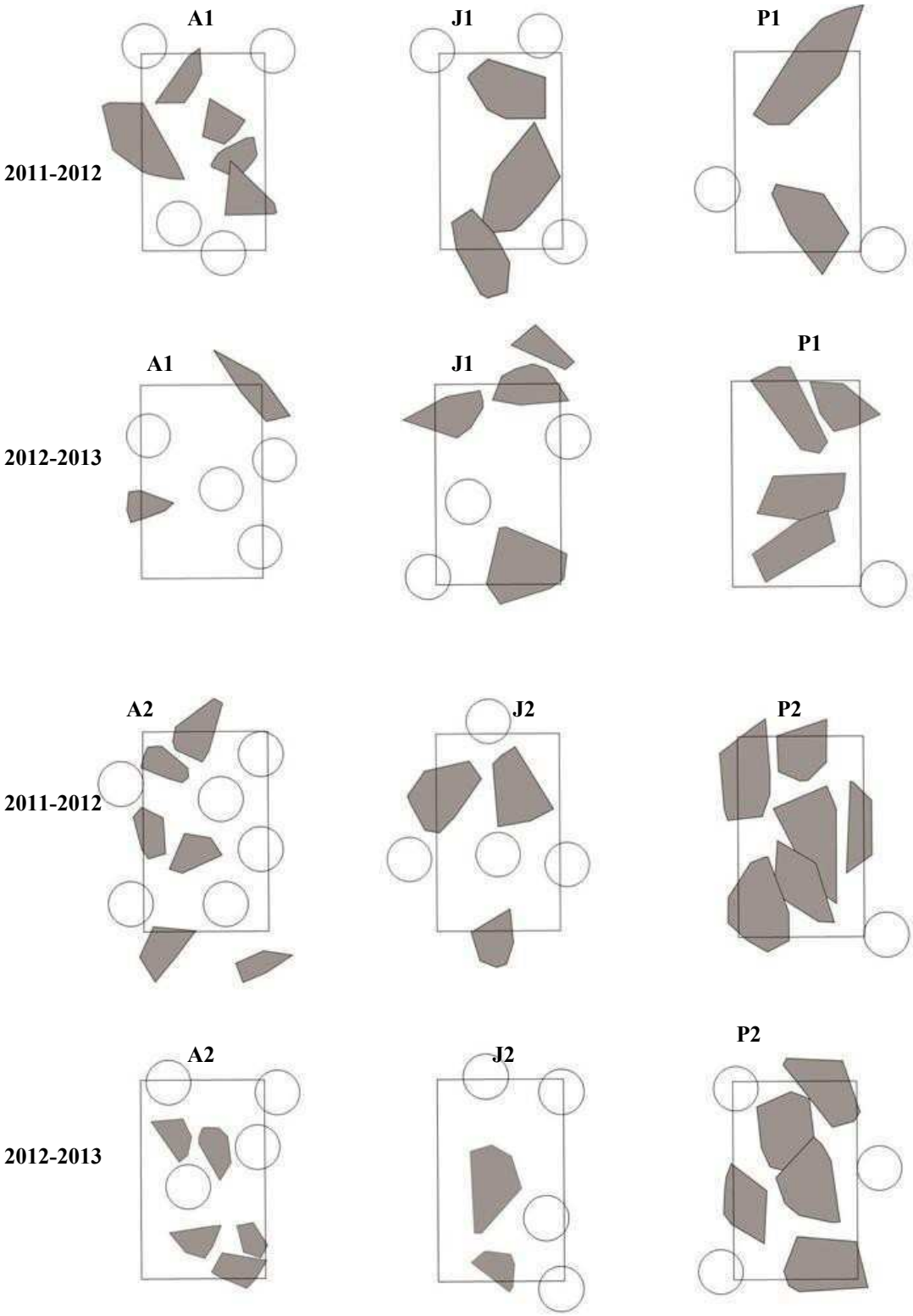

Fig 5. Territorios de *Saltatricula multicolor* en parcelas de 15 ha (300 x 500 m, rectángulo) en algarrobales sin pastoreo (A1 y A2), jarillales (J1 y J2) y algarrobales con pastoreo (P1 y P2) durante las temporadas reproductivas de 2011-2012 y 2012-2013. Los círculos representan la ubicación de territorios de otros individuos con menos de 10 registros.

Abundancia de alimento

Los algarrobales sin pastoreo tuvieron, con respecto a los pastoreados, una tendencia a una mayor abundancia de semillas de gramíneas grandes ($F_{1, 17} = 5,27$, $P = 0,0355$, Fig 6A), de gramíneas chicas (que no fue evaluado estadísticamente, dada la escasa abundancia en los algarrobales pastoreados) y de semillas de dicotiledóneas herbáceas ($F_{1, 18} = 6,28$, $P = 0,0227$, Fig. 6A).

La abundancia de semillas de gramíneas grandes entre algarrobales y jarillales no mostró diferencias estadísticamente significativas ($F_{1, 36} = 0,43$, $P = 0,5179$, Fig. 6B), aunque si hubo diferencia entre años ($F_{1, 36} = 10,11$, $P = 0,0031$), siendo mayor en el año 2012, no habiéndose encontrado interacciones entre ambos factores ($F_{1, 36} = 3,35$, $P = 0,0757$). En el caso de las gramíneas chicas, no se observaron diferencias entre ambientes ($F_{1, 35} = 1,31$, $P = 0,2598$, Fig 6B), entre años ($F_{1, 35} = 2,98$, $P = 0,0926$) ni interacción entre los factores ($F_{1, 35} = 1,08$, $P = 0,3049$). La abundancia de semillas de dicotiledóneas herbáceas dependió de los ambientes y años analizados (es decir, hubo interacción estadísticamente significativa entre los factores año y ambiente, $F_{1, 36} = 8,44$, $P = 0,0062$, Fig 6B), encontrándose diferencias en los jarillales entre años (efectos simples $F_{1, 36} = 55,72$, $P < 0,0001$) y entre ambientes en 2012 (efectos simples $F_{1, 36} = 100,93$, $P < 0,0001$).

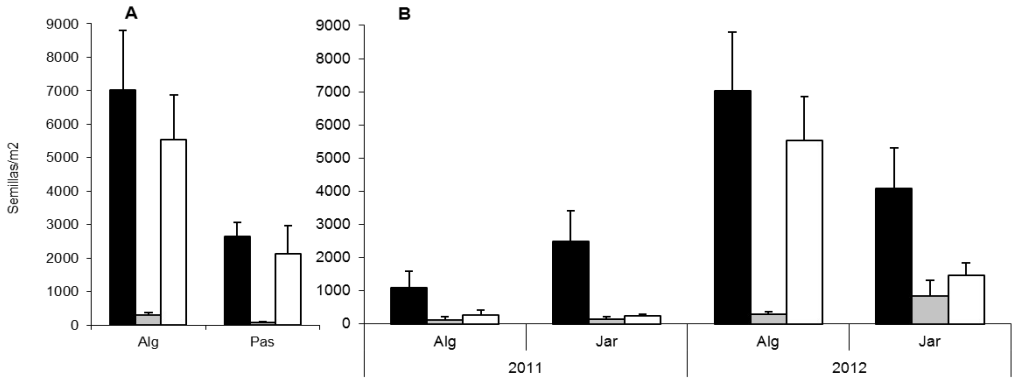

Fig. 6. Producción anual promedio (+ desvío estándar) de semillas de gramíneas grandes (barras negras), gramíneas chicas (barras grises) y semillas de dicotiledóneas herbáceas (barras blancas) en (A) algarrobales sin pastoreo (Alg) y con pastoreo (Pas) durante 2012, y (B) en algarrobales sin pastoreo y jarillales (Jar) en 2011 y 2012.

No se observó que la biomasa de artrópodos en los algarrobales pastoreados sea diferente que en los no pastoreados (U = 18,0 P = 0,0556, Fig. 7A). No se encontraron diferencias significativas entre algarrobales y jarillales en las dos temporadas reproductivas para la biomasa de artrópodos (2010-2011: U = 22,5 P = 0,3413; 2011-2012: U = 21,0 P = 0,2222; Fig. 7B).

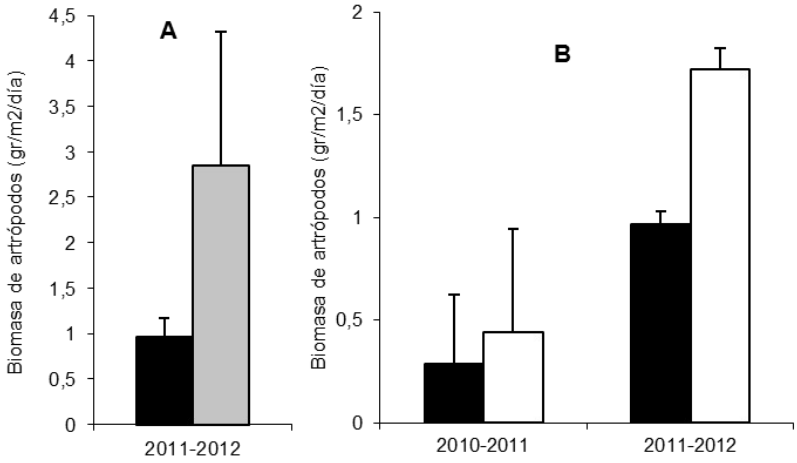

Fig. 7. Biomasa promedio (+ error estándar) de artrópodos en (A) algarrobales sin y con pastoreo (Barras negras y grises, respectivamente) durante la temporada reproductiva 2011-2012, y (B) en algarrobales sin pastoreo y jarillales (barras blancas) en 2010-2011 y 2011-2012.

Estructura del hábitat

La cobertura vegetal fue similar para todas las leñosas entre algarrobales pastoreados y no pastoreados (Fig. 8A), mientras que la cobertura de *Larrea* spp., *Prosopis flexuosa* y *Geoffroea decorticans* difirió entre algarrobales y jarillales (Fig 8B).

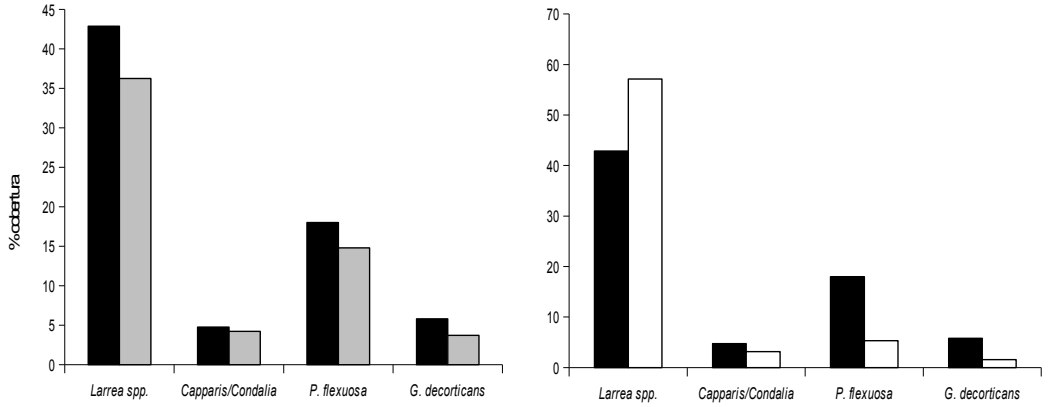

Fig 8. Cobertura de las especies leñosas presentes en (A) algarrobales sin pastoreo (barras negras) y con pastoreo (barras grises), y (B) en algarrobales sin pastoreo y jarillales (barras blancas). Los asteriscos indican diferencias significativas para la Prueba de dos Proporciones.

El perfil vertical de la vegetación fue similar entre algarrobales con y sin pastoreo, difiriendo únicamente en la cobertura del estrato inferior y del estrato medio (Fig 9A). Excepto en el estrato inferior, la cobertura fue mayor en los algarrobales que en los jarillales (Fig 9B).

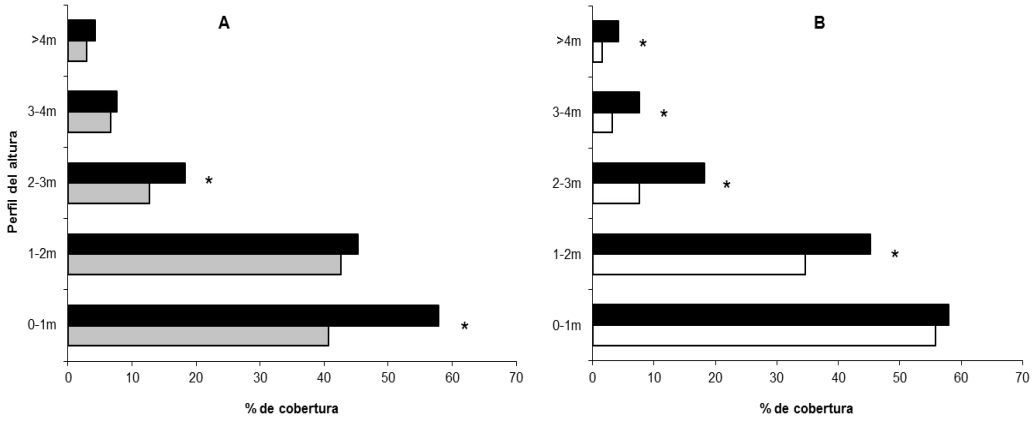

Fig 9. Perfil de cobertura vertical de la vegetación en (A) algarrobales sin pastoreo (barras negras) y con pastoreo (barras grises), y (B) en algarrobales sin pastoreo y jarillales (barras blancas). Los asteriscos indican diferencias significativas para la Prueba de dos Proporciones.

Discusión

La capacidad de modificar el tamaño del territorio es una estrategia que le daría al ave la ventaja de mantener un *fitness* estable ante cambios en la disponibilidad de recursos, siendo algunas especies más sensibles a modificar su territorio que otras ante cambios en la estructura del hábitat o variaciones en la abundancia del alimento (Morse 1976). Particularmente *Zonotrichia capensis* es un granívoro mucho más plástico que *Saltatricula multicolor* en lo que respecta selección (Marone *et al.* 2008), preferencia (Cueto *et al.* 2006, Camín *et al.* 2015), y búsqueda (Milesi *et al.* 2008, Cueto *et al.* 2013) del alimento, así como en la capacidad para detoxificar compuestos secundarios que vuelven menos palatables a algunas semillas (Ríos y Mangione 2010, Ríos *et al.* 2012a). Por eso, a pesar de su preferencia por semillas de gramíneas (Cueto *et al.* 2006), puede consumir un gran porcentaje de semillas de dicotiledóneas herbáceas en ambientes donde las gramíneas escasean (Olmedo 2013, Valdés 2015). Concomitantemente, esta amplitud dietaria en *Z. capensis* posibilita que, por ejemplo, el efecto del pastoreo sea menor y sus densidades no se vean tan afectadas como las de *S. multicolor* (eg. Capítulo VI: mientras las densidades de *S. multicolor* disminuyen en un 84% en los algarrobales bajo pastoreo, las de *Z. capensis* lo hacen en un 35%).

A la plasticidad alimentaria que muestra *Z. capensis*, se suma la facultad del uso de una gran diversidad de recursos en los distintos tipos de hábitat, lo que se ve reflejado en la amplia distribución que tiene la especie en el continente sudamericano (Ridgely y Tudor 1989). En el desierto del Monte central esta especie nidifica principalmente en el suelo, al pie de plantas de gramíneas (Mezquida 2003). Debido a que jarillales y algarrobales sin pastoreo poseen una cobertura similar de pastos (Marone *et al.* 1997), la abundancia de sitios propicios para su nidificación no se vería afectada por el hábitat. A su vez, para elegir los sitios de alimentación *Z. capensis* no utiliza señales ambientales (Milesi y Marone 2015). Quizás debido a ello, la estructura del hábitat no afecta las densidades poblacionales de *Z. capensis,* que son similares en algarrobales y jarillales sin pastoreo durante la temporada reproductiva (Marone *et al.* 1997).

La alta plasticidad que posee *Z. capensis* en el uso de los recursos disminuiría la necesidad de modificar el tamaño de la superficie defendida ante situaciones de reducción de alimento o cambios en la cobertura vegetal en distintos hábitats. Se ha observado que otras especies plásticas en cuanto al uso de los recursos alimenticios o

estructurales poseen una respuesta similar en ambientes contrastantes. *Zonotrichia albicollis* es una especie plástica en cuanto al uso de los recursos estructurales que no modifica la superficie de sus territorios cuando se encuentra en ambientes muy diferentes entre sí, como bosques, zonas de lagunas y pantanos (Formica *et al.* 2004). *Catharus guttatus*, gracias a su plasticidad alimenticia, puede mantener estable su territorio ante una disminución en la abundancia del alimento disponible (Brown y Long 2006). *Poospiza torquata,* un insectívoro en la época reproductiva (Lopez de Casenave *et al.* 2008, Sánchez y Blendinger 2014), tampoco mostró diferencias en el tamaño de sus territorios al comparar jarillales y algarrobales con y sin pastoreo en el desierto del Monte (Zarco *et al. datos no publ.*).

Saltatricula multicolor, por su parte, mostró un claro aumento en el tamaño de su territorio en ambientes con menor producción de semillas de gramíneas. Los mecanismos postulados para explicar la relación inversa entre el territorio y la abundancia de alimento (*Food-value theory, sensu* Stenger 1958) son tres: 1) las aves podrían evaluar la abundancia de alimento disponible directamente para ajustar el tamaño de su territorio ("hipótesis del monitoreo directo" Hixon 1980, Adams 2001); 2) las aves utilizarían como "señal" alguna característica de la estructura del ambiente que se correlaciona con la abundancia de alimento y en base a esta señal ajustarían el tamaño del territorio ("hipótesis del valor estructural"; Smith y Shugart 1987, Marshall y Cooper 2004); y 3) la abundancia de alimento incrementa la densidad de individuos territoriales y por competencia intraespecífica disminuye la superficie del territorio ("hipótesis de presión de competidores"[3], Myers *et al.* 1979, Hixon 1980, Both y Visser 2000, Pons *et al.* 2008). Estos tres mecanismos no sólo no son excluyentes entre si, sino que además pueden actuar sinérgicamente (Adams 2001, Pons *et al.* 2008, Khoury y Boulad 2010).

Los resultados encontrados para *S. multicolor* no permiten descartar ninguna de estas tres hipótesis. Los territorios en los algarrobales sin pastoreo disminuyen su tamaño conforme aumenta la abundancia de alimento como predice la primera hipótesis. La diferencia que existe en la cobertura del estrato inferior entre algarrobales con y sin pastoreo podría ser una señal estructural que permite a los individuos ajustar el tamaño de los territorios como sucede en otras aves (Pons *et al.* 2008), apoyando la segunda

[3] Esta hipótesis es similar a la propuesta por Huxley (1934), donde los territorios de aves migratorias son tomados como "discos elásticos", ya que su tamaño se adecua conforme arriban machos reproductivos y aumenta la población nidificante.

hipótesis. Finalmente, la tercera hipótesis es plausible también, ya que existe una mayor densidad de esta especie en los algarrobales no pastoreados con respecto a los pastoreados (Marone 1991, Gonnet 2001, Milesi *et al.* 2002, Sagario *et al. datos no publicados,* ver capítulo VI) lo que generaría que el macho proteja una menor superficie, aumentando así su eficiencia en la detección de intrusos (Ewald *et al.* 1980, Møller 1990, Eason 1992).

El aumento de la superficie defendida por *S. multicolor* en los jarillales podría ser una consecuencia de la menor abundancia de la especie en este ambiente, a que este ambiente le provea una menor cantidad de sitios adecuados para nidificar o una menor disponibilidad de perchas de despliegue. Como se explicó más arriba, una mayor densidad de conespecíficos puede generar una disminución en los territorios defendidos por los machos (Hixon 1980, Pons *et al.* 2008). La mayor densidad de *S. multicolor* en algarrobales con respecto a los jarillales ya fue observada por Marone *et al.* (1997) y corroborada durante este estudio (la tasa de captura con redes de niebla en 30 ha fue de un individuo cada 62,3 hs/red en los jarillales y cada 39,3 hs/red en algarrobales; esfuerzo total de 2555 y 3420,5 hs/red, respectivamente, entre diciembre de 2009 y octubre de 2012).

La menor disponibilidad de sitios propicios para nidificar ha sido señalada previamente como causante de cambios en el tamaño del territorio en aves (Zimmerman 1971, Llambías 2012), Particularmente esta especie, cuyas nidadas poseen una alta tasa de predación (principal causa del fracaso reproductivo para la especie en el sitio, cercana al 90%, Mezquida y Marone 2001), nidifica en los arbustos *Capparis atamisquea, Atriplex lampa, Condalia microphylla* y ocasionalmente en *Larrea* sp. (Mezquida 2003, 2004). Con excepción de esta última, todas son más abundantes en los algarrobales (Villagra *et al.* 2010).

También se ha observado que la disponibilidad de perchas aptas para ejercer el despliegue territorial puede ser un factor de importancia para las aves a la hora de seleccionar un hábitat sobre el cual defender un territorio (Robichaud y Villard 1999). Los jarillales podrían proveer territorios de menor calidad porque tienen una menor densidad de perchas con características adecuadas para cantar (ver Capítulo IV). El aumento en el tamaño del territorio de *S. multicolor* en los jarillales podría ser entonces una respuesta ante el efecto sinérgico de la disminución de la densidad de la especie y de la disminución de perchas de canto.

Las evidencias expuestas en este capítulo sugieren que la respuesta territorial a los cambios de abundancia de alimento y cobertura de la vegetación en el desierto del Monte es especie-específica y se encuentra asociada a las características comportamentales (i.e. flexibilidad alimentaria, uso de recursos vegetales, interacciones con conespecíficos) de cada especie. Por ello, el conocimiento previo de la historia natural de cada taxón es indispensable para comprender el sistema (Marone y González del Solar 2000), formulando hipótesis explicativas (Dunham y Beaupre 1998) y predicciones con fundamento (Morin 1998).

CAPÍTULO IV

USO DEL ESPACIO A ESCALA DE MICROHÁBITAT POR LAS AVES GRANÍVORAS DURANTE LA ESTACIÓN REPRODUCTIVA EN EL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL

Quisiera ser como el pájaro
que al despuntar la mañana,
despierta y le canta al mundo
el canto de una esperanza.

Quisiera ser como el pájaro
que se une a la bandada,
para surcar en el aire
una melga con sus alas.

Quisiera ser como el pájaro
que al despuntar la mañana,
despierta y le canta al mundo.
Y, el mundo a veces, lo mata.

J. Larralde

CAPÍTULO IV

USO DEL ESPACIO A ESCALA DE MICROHÁBITAT POR LAS AVES GRANÍVORAS DURANTE LA ESTACIÓN REPRODUCTIVA EN EL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL

Introducción

Los patrones observados son dependientes de la escala espacial a la cual son analizados (Wiens 1989b). A pesar de que tanto patrones como mecanismos de uso del espacio han sido ampliamente estudiados en las aves a diferentes escalas, la gran mayoría de estos estudios se han realizado a escala de paisaje o de hábitat (Cody 1985). Muchos de éstos consideran, por cuestiones prácticas, que a escalas menores el ambiente es utilizado de manera similar por los organismos (Barg *et al.* 2006), lo cual puede no ser cierto. Debido a que el uso diferencial de los recursos a escala de microhábitat puede condicionar el uso de hábitat a otras escalas (e.g. Hutto 1985), la desestimación de estudios a esta escala puede ocasionar que se pasen por alto detalles que expliquen mecanismos (Cueto 2006).

Los estudios de uso del espacio a escala de microhábitat en aves se han enfocado principalmente en la selección de sitios de alimentación (e.g., Repasky y Schluter 1994, Milesi *et al.* 2008) y de nidificación (e.g., Martin 1995, Sánchez *et al.* 2013). Un número considerablemente menor de investigaciones han tratado de identificar otros factores que pueden actuar en el uso del espacio a esa escala, como es la selección de perchas para cantar (e.g. Barg *et al.* 2006, Lacoretz *et al.* 2012). En las aves oscines (y en particular dentro de la familia Emberizidae y Thraupidae) el territorio es delimitado generalmente por los machos por medio del canto (Kroodsma 2005). La abundancia y disposición de sitios propicios para posar y cantar (perchas) podría entonces ser un determinante de importancia a la hora de seleccionar un territorio (Petit *et al.* 1988, Robichaud y Villard 1999).

Si bien cantar aumenta el *fitness*, ya que atrae parejas y expulsa posibles competidores (Gill y Gahr 2002), el canto supone un costo en las aves que lo realizan, que puede ser considerable (Barnett y Briskie 2011). Por un lado, un ave defendiendo el territorio por medio del canto puede estar más expuesta a predadores (Krams 2001a, 2001b, Møller *et al.* 2006, Campos *et al.* 2009) o a aves parásitas (Banks y Martin 2001), y dedicar tiempo a cantar disminuye el tiempo dedicado a la alimentación (Thomas 2002). A su vez, el alto consumo de oxígeno que requiere cantar representa un gran gasto energético en algunas especies de aves (Eberhardt 1994, Ward y Slater 2005, pero ver Chapell *et al.* 1995, Gaunt *et al.* 1996 y Oberweger y Goller 2001). Estos costos pueden variar según la percha que el ave elige para hacer su despliegue territorial (Krams 2001b).

La selección por parte del ave de una percha para defender el territorio puede estar influenciada por cómo y cuánto se transmite su señal desde dicha ubicación (Brown y Handford 2003, Tubaro y Lijtmaer 2006), el microclima de la percha con respecto al ambiente (Wiersma y Piersma 1994), la velocidad del viento (Ward y Slater 2005), el ruido existente (Brumm 2004) o si la percha de despliegue permite detectar rápidamente a los predadores y elegir una ruta de huída (Cresswell 1994, Götmark y Post 1996). Incluso puede variar según si el macho que canta tiene o no pareja (Breitwisch y Whitesides 1987) o si se encuentra en período de incubación (Chiver *et al.* 2006). Además, algunas aves cantan mientras realizan otra actividad a la cual le dan prioridad, como por ejemplo la alimentación (Radesäter *et al.* 1987, Nyström 1991). A su vez, las características de una percha (rama) donde el ave se posa a cantar pueden ser clasificadas por su ubicación con respecto al ambiente (e.g. Rossell 2001), con respecto a la planta sobre la que canta (e.g. Krams 2001b), o por las características propias de la especie vegetal (e.g. Hunter 1980).

Particularmente en Ñacuñán, donde las aves granívoras reproductivas utilizan para posarse y cantar las ramas de árboles y arbustos, se ha observado en los algarrobales sin pastoreo una selección de las ramas de mayor altura y más expuestas de las plantas de mayor porte (Sagario 2011).Por lo tanto, los cambios en la disponibilidad de perchas de despliegue territorial podrían afectar el uso del espacio a esa escala. De hecho, los jarillales (ambientes estructuralmente más simples que los algarrobales, con menor cobertura del estrato arbóreo pero que poseen una composición y abundancia similar de semillas, ver Capítulo II y III), durante la época reproductiva presentan menor abundancia de aves granívoras que en los algarrobales (Marone *et al.* 1997). Esto

sugiere que la estructura puede, en el sitio de estudio, ser un factor condicionante en el uso del espacio, aunque el mecanismo que actúa no está bien comprendido. Por otra parte, los algarrobales con pastoreo circundantes a la Reserva de Biósfera de Ñacuñán poseen una menor abundancia de las semillas que sirven de alimento a las aves granívoras (Pol *et. al.* 2014, Capítulo III), por lo que éstas también tienen una menor abundancia allí (Marone 1991, Gonnet 2001, Milesi *et al.* 2002, Sagario *et al. datos no publ,* Capítulo VI), además de mostrar una menor riqueza (Milesi *et al.* 2002) y cambios en su dieta (Olmedo 2013, Valdés 2015) y en algunos comportamientos (e.g. Capítulo III y VI). No obstante, el algarrobal con pastoreo tiene una estructura similar a la del algarrobal sin pastoreo.

El objetivo de este capítulo es responder la pregunta: *¿Las características de las perchas seleccionadas por las aves granívoras están influenciadas por la estructura del hábitat?* La hipótesis planteada es que *las aves granívoras seleccionan perchas con las mismas características bajo distintas situaciones ambientales.* Las predicciones de esta hipótesis son: a) las aves usarán los mismos estratos de la vegetación en algarrobales sin pastoreo y en jarillales, aun cuando en estos últimos la complejidad estructural es menor, y b) no habrá diferencias en la selección de perchas entre algarrobales con y sin pastoreo, ya que la estructura de ambos ambientes es similar.

Métodos

Se evaluó la selección de microhábitat para defender el territorio por parte de *Saltatricula multicolor* y *Zonotrichia capensis hypoleuca* en seis parcelas de 15 ha ubicadas en tres ambientes: dos de ellas ubicadas en algarrobales sin pastoreo dentro de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán, otras dos en jarillales de la reserva y dos en los algarrobales con pastoreo de los campos circundantes a la reserva.

Se realizó un intenso esfuerzo de búsqueda de aves cantando en las temporadas reproductivas (septiembre-diciembre) de 2009, 2010, 2011 y 2012 en las cuatro parcelas ubicadas dentro de la reserva y en 2011 y 2012 en los algarrobales pastoreados. La búsqueda se realizó desde el amanecer hasta que las aves dejaban de cantar antes del período de inactividad que ocurre en las horas más calurosas del día. Para la evaluación del uso a escala de microhábitat, se tuvo en cuenta el micrositio donde el individuo

defiendía su territorio, considerándose únicamente la "defensa sonora", es decir cuando los machos cantan perchados (Krodsman 2005, ver Capítulo III).

Para evaluar la selección de perchas por las aves se comparó la disponibilidad de perchas con su uso por parte de las aves (Götmark y Post 1996, Duncan y Bendnekoff 2006, Campos *et al.* 2009, Sagario 2011). Se estimó la cobertura vegetal en cada una de las seis parcelas. En cada parcela se seleccionaron 189 puntos separados entre si por 25 m. En cada uno de ellos se seleccionó al azar una orientación y una distancia entre 0 y 12 m, donde fue medida la cobertura. Ésta consistió en el registro de cuáles plantas, y cuántas veces, tocaban una vara vertical graduada cada 25 cm. Sólo se tuvieron en cuenta los toques de la vegetación arbustiva y arbórea, ya que las aves estudiadas no cantan sobre plantas herbáceas (Sagario 2011). Debido a su similar estructura, *Condalia microphylla* y *Capparis atamisquea* fueron unificadas en los análisis.

Cada vez que se localizó un individuo defendiendo su territorio se registraron las siguientes características de la percha de despliegue: (a) la especie de planta sobre la cual cantaba, (b) la altura total de la planta y la altura de la percha sobre la cual el ave estaba posada, (c) la posición del ave con respecto a la altura de la planta (usando las alturas anteriores y considerando cuatro estratos verticales), y (d) la exposición del ave en la copa de la planta (centro, intermedio y periferia del follaje; Fig. 1). Las frecuencias de uso fueron tratadas como un único registro en el caso de datos secuenciales tomados de un mismo individuo, ya que no son independientes por estar correlacionadas temporalmente (Wiens *et al.* 1989a). De este modo, cada observación contribuyó en 1/N a la frecuencia total, donde *N* es el número total de observaciones secuenciales del mismo individuo. Debido a que el viento puede afectar la termorregulación del ave, condicionando la elección de la percha de despliegue (Ward y Slater 2005), no se tuvieron en cuenta para el análisis los datos obtenidos en días ventosos.

Para evaluar la selección de perchas, las características de las perchas utilizadas por las aves para cantar fueron comparadas con la disponibilidad del recurso perchas para cada variable (frecuencia en la que se encontraba cada especie leñosa en cada ambiente (a); estructura vegetal vertical (b), frecuencia esperada si fuese al azar la altura con respecto a la planta (0,25 para (c)) y la exposición (0,33 para (d)) para así poder calcular selección mediante la prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrado de Pearson (Zar 2010), bajo la hipótesis nula de que las proporciones de uso de las distintas perchas por parte de las aves son iguales a las proporciones de disponibilidad de dichas perchas en las parcelas. Los datos cumplían con las restricciones de esta prueba (frecuencias

esperadas mayores a 1 y no menos del 20% de éstas inferiores a 5 para un alfa de 0,05, Agresti 2002, Zar 2010). Para los análisis estadísticos, se promediaron los datos de cobertura de las dos parcelas de un mismo ambiente. Para el análisis se utilizó el programa estadístico InfoStat versión 2012 (Di Rienzo *et al.* 2012).

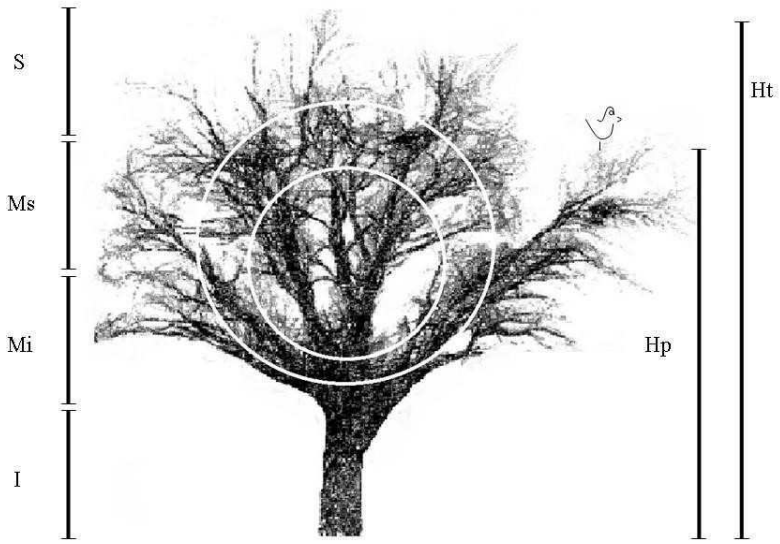

Fig. 1 Características medidas de la percha de despliegue. Los círculos delimitan las clasificaciones de exposición (Centro, Intermedio y Periferia) con respecto a la planta. Ht: Altura total, Hp: Altura de la percha en la cual el ave se encuentra cantando. A la izquierda se muestran las cuatro categorías de altura relativa de la percha de despliegue (I: Inferior, MI: Medio inferior, MS: Medio superior y S: Superior).

El grado de selección de las distintas características de las perchas se estimó con el índice de Ivlev (Ivlev 1961),

$$Ei = (ri-pi) / (ri+pi) \qquad (1)$$

donde *ri* es la proporción de uso de la variable medida y *pi* es la proporción de ocurrencia de la variable en el ambiente. Los valores del índice varían entre -1 (rechazo) y +1 (selección), indicando los valores cercanos a cero que el recurso se utiliza según su disponibilidad en el ambiente (Gras y Saint Jean 1982).

Resultados

Zonotrichia capensis y *Saltatricula multicolor* mostraron una marcada selección en el uso de especies de plantas donde perchar para cantar (Tabla 1) en los tres ambientes estudiados. *Prosopis flexuosa*, la especie arbórea de mayor tamaño en el sitio de estudio, fue la más utilizada: *Z. capensis* defendió su territorio perchado sobre este árbol el 78,6% de las veces en los algarrobales sin pastoreo, 75,5% en los pastoreados y 83,0% en los jarillales. Del mismo modo, *S. multicolor* cantó el 75,4% de las veces sobre esta planta en algarrobales sin pastoreo, 71,4% en algarrobales pastoreados y 74,0% en jarillales. La selección de *Prosopis* por las dos especies fue mayor en los jarillales (Fig 2), donde a pesar de ser utilizado en similar proporción que en los otros ambientes, este árbol se encuentra en menor abundancia (la cobertura de esta planta es del 25% en los algarrobales y del 8% en jarillales). *P. flexuosa* fue seleccionado para cantar en mayor medida que *G. decorticans* por las dos especies en los tres sitios, con la excepción de *S. multicolor* que en algarrobales con pastoreo seleccionó ambos árboles para perchar en prácticamente la misma medida. En los tres ambientes, *Z. capensis* evitó todas las especies arbustivas para realizar sus despliegues territoriales. *Larrea* spp. fue la especie más evitada por las dos especies (Fig 2).

Tabla 1. Selección de especies arbustivas y arbóreas por *Z. capensis* y *S. multicolor* en algarrobales sin pastoreo (Alg), jarillales (Jar) y algarrobales con pastoreo (Pas).

	Z. capensis			*S. multicolor*		
	χ^2 (gl=3)	P	n	χ^2 (gl=3)	P	N
Alg	113,62	<0,0001	144	78,72	<0,0001	110
Jar	237,78	<0,0001	188	156,44	<0,0001	135
Pas	58,08	<0,0001	79	30,67	<0,0001	34

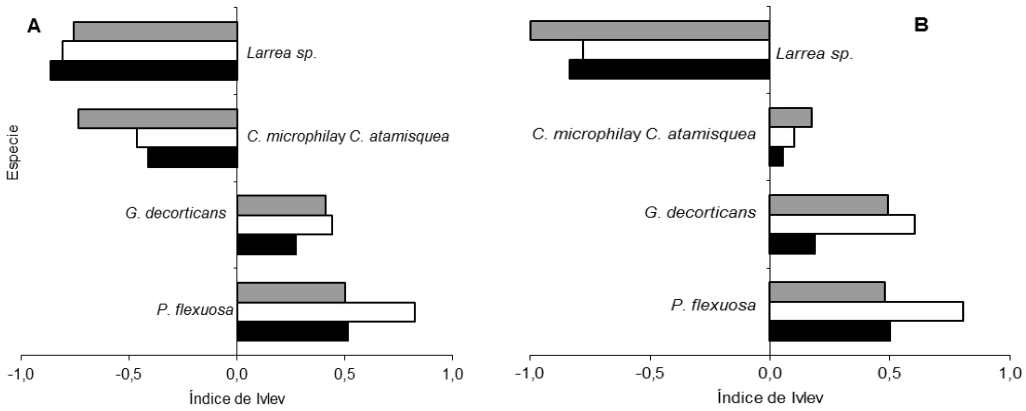

Fig. 2 Valores del índice de Ivlev indicando el grado de selección de las especies arbustivas y arbóreas por *Z. capensis* (A) y *S. multicolor* (B) en algarrobales sin pastoreo (barras negras), jarillales (barras blancas) y algarrobales con pastoreo (barras grises).

Se encontró una selección de la altura que usan las aves para cantar en los tres ambientes (Tabla 2). Tanto *Z. capensis* como *S. multicolor* mostraron un patrón similar que evidenció la selección de plantas de mayor altura y un rechazo a las de menor altura con respecto a lo esperado según la disponibilidad de cobertura en altura (Fig 3). A su vez, esta selección de alturas para cantar entre los dos y los tres metros fue notablemente mayor para ambas especies en jarillales que en los algarrobales con y sin pastoreo.

Tabla 2. Selección de plantas de distintas alturas para perchar por *Z. capensis* y *S. multicolor* en algarrobales sin pastoreo (Alg), jarillales (Jar) y algarrobales pastoreados (Pas). Se muestran los valores de χ^2, P y el número de observaciones (n). Grados de libertad=4.

	Z. capensis			*S. multicolor*		
	χ^2 (gl=4)	P	n	χ^2 (gl=4)	P	n
Alg	145,81	<0,0001	119	101,39	<0,0001	94
Jar	246	<0,0001	175	139,16	<0,0001	98
Pas	114,15	<0,0001	83	52,33	<0,0001	40

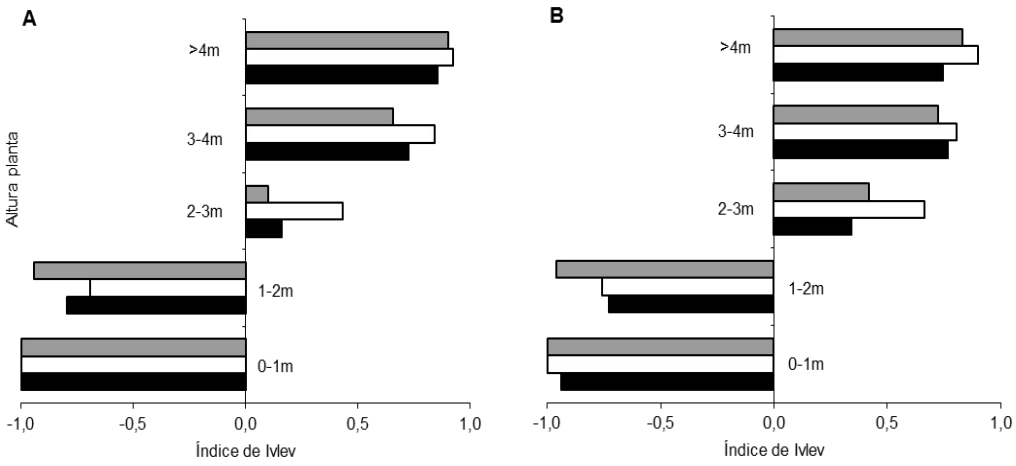

Fig. 3 Valores del índice de Ivlev para la selección de plantas de distintas alturas utilizadas por las (A) *Z. capensis* y (B) *S. multicolor* para defender sus territorios en algarrobales sin pastoreo (barras negras), jarillales (barras blancas) y algarrobales con pastoreo (barras grises).

Las aves estudiadas no seleccionaron según lo esperado por azar la altura de la percha sobre la cual efectúan su despliegue con respecto a la altura de la planta (Tabla 3). Las ramas ubicadas en el cuarto superior de las plantas fueron utilizadas para defender el territorio en mayor proporción que lo esperado por azar en los tres tipos de ambientes por las dos especies de aves estudiadas (Fig. 4).

Tabla 3. Valores de χ^2, P y el número de observaciones (n) del uso de las porciones verticales de las plantas (en cuartos), elegidas por las dos especies de aves en los tres ambientes estudiados (Alg: algarrobales sin pastoreo; Jar: jarillales, y Pas: algarrobales pastoreados) para cantar. Grados de libertad=3.

	Z. capensis			*S. multicolor*		
	χ^2 (gl=3)	P	n	χ^2 (gl=3)	P	n
Alg	73,37	<0,0001	120	88,32	<0,0001	100
Jar	57,49	<0,0001	160	71,71	<0,0001	97
Pas	42,21	<0,0001	76	34,45	<0,0001	40

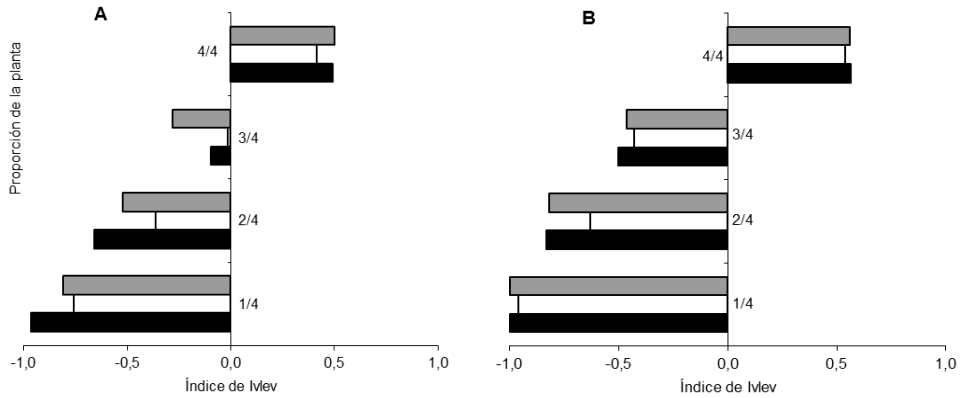

Fig. 4 Valores del índice de Ivlev para la selección de distintas porciones de plantas utilizadas para defender sus territorios en algarrobales sin pastoreo (barras negras), jarillales (barras blancas) y algarrobales con pastoreo (barras grises) por (A) *Z. capensis* y (B) *S. multicolor*.

En cuanto al grado de exposición, se observó para ambas especies en los tres ambientes analizados una marcada diferencia con lo esperado según la hipótesis nula (Tabla 4). Las dos especies de aves utilizaron las perchas más expuestas que lo esperado según el azar, aunque *Z. capensis* en los algarrobales sin pastoreo utilizó según lo esperado las ramas internas de las plantas para cantar (Fig. 5).

Tabla 4. Valores del estadístico χ^2, P y número de observaciones (n) para el grado de exposición con respecto a la planta al cantar en las dos especies de aves en algarrobales sin pastoreo (Alg), jarillales (Jar) y algarrobales con pastoreo (Pas). Grados de libertad=2.

	Z. capensis			*S. multicolor*		
	χ^2 (gl=2)	P	n	χ^2 (gl=2)	P	n
Alg	40,53	<0,0001	112	70,66	<0,0001	88
Jar	73,88	<0,0001	153	76,47	<0,0001	94
Pas	62,98	<0,0001	81	37	<0,0001	37

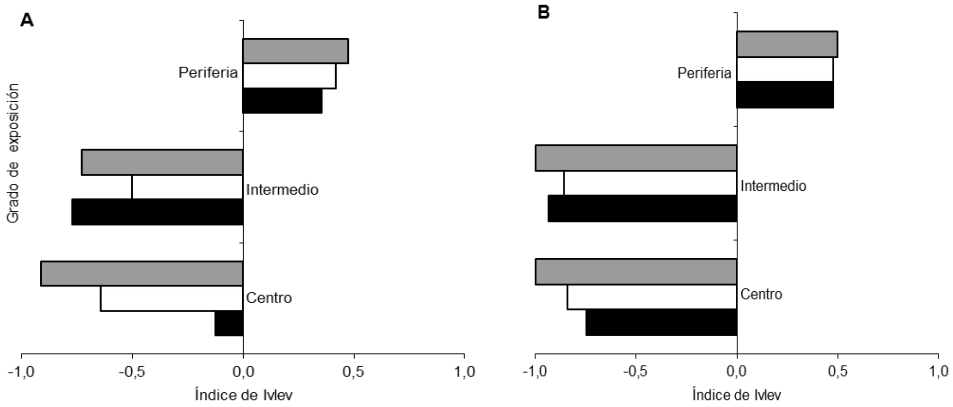

Fig 5. Valores del índice de Ivlev para la selección de perchas en distinto grado de exposición (ver explicaciones en el texto) por (A) *Z. capensis* y (B) *S. multicolor* para defender sus territorios en algarrobales sin pastoreo (barras negras), jarillales (barras blancas) y algarrobales con pastoreo (barras grises).

Discusión

Las predicciones de que las aves seleccionarían en los diversos ambientes perchas de similares características se cumplieron. Las dos especies de aves seleccionaron para defender sus territorios perchas expuestas y en lo alto de los individuos de *Prosopis flexuosa*.

Zonotrichia capensis rechazó todas las especies arbustivas para realizar sus despliegues territoriales, mientras que *Saltatricula multicolor* sólo rechazó a las *Larrea* spp. *Prosopis* fue seleccionado para cantar en mayor medida que *Geoffroea* por las dos especies en los tres sitios, con la excepción de *S. multicolor* que en algarrobales con pastoreo seleccionó ambos árboles para perchar en prácticamente la misma medida. La selección de *Prosopis* por las dos especies fue mayor en los jarillales, donde a pesar de ser utilizado en similar proporción que en los otros ambientes, este árbol se encuentra en menor abundancia. Estos resultados concuerdan con lo observado en algarrobales sin pastoreo por Sagario (2011) para éstas especies y por Lacoretz *et al.* (2012) para el insectívoro *Synallaxis albescens*. *Poospiza torquata*, en los tres ambientes de estudio en el sitio se comportó de igual manera (Zarco *et al. datos no publ.*). La selección de especies vegetales para defender el territorio se ha observado en otras especies en otras latitudes (e.g. Castrale 1983, Barg *et al.* 2006), aunque algunas especies de aves como *Ixoreus naevius* (Turdidae) no seleccionarían una especie en particular (Beck y George 2000).

La altura de las perchas disponibles para cantar puede ser un factor de gran importancia para las aves a la hora de seleccionar un hábitat en el cual nidificar y defender un territorio (Robichaud y Villard 1999). En los tres ambientes en estudio, las dos especies de aves prefirieron cantar en plantas que sobrepasan al estrato arbustivo (~3 m). A su vez, seleccionaron las perchas más altas localizadas en el cuarto superior de la planta y rechazando cantar en los estratos bajos. La selección de las perchas disponibles más altas para defender el territorio ha sido observada en otras especies, siendo un patrón común en passeriformes (Krodsma 2005). Estudios anteriores encontraron resultados similares para otras especies de aves passeriformes, las que seleccionan para defender su territorio los árboles mas altos (e.g. Beck y George 2000), el estrato superior de las plantas disponibles (e.g., Hunter 1980) o las perchas mas altas disponibles (e.g., Castrale 1983), estando estos tres factores muy relacionados entre si, aunque ante la presencia de potenciales predadores este comportamiento puede ser modificado (Duncan y Bednekoff 2006).

Estos hallazgos (la preferencia por cantar en el árbol más grande del Monte, *Prosopis*, en los individuos más altos y en la parte superior y más expuesta de éstos) concuerdan con lo observado en aves por otros autores tanto en algarrobales en el Monte central (Sagario 2011, Lacoretz *et al* 2012) como otros ambientes (e.g. Hunter 1980, Campos *et al* 2009); y coinciden con lo esperado por la *hipótesis de adaptación acústica* (HAA, Morton 1975). La HAA relaciona las características del sonido con las del hábitat (Brown y Handford 2003), y predice que la selección del sitio para cantar depende de la frecuencia y amplitud del sonido emitido y de la calidad de transmisión de éste en relación a la estructura del ambiente (Tubaro y Lijmater 2006, Boncoraglio y Saino 2007). Si bien la distancia produce *atenuación* del sonido (producto de la propagación esférica), éste también puede degradarse tanto por las *fluctuaciones irregulares de amplitud* (FIAs, refracciones del sonido causadas por atravesar capas de aire de distintas temperaturas o velocidades) como por la *reverberación* (dispersión del sonido luego de reflejar en diversas superficies). Mientras que las FIAs ocurren cuando el ave canta en sitios abiertos, la reverberación sucede en ambientes donde el follaje es denso (Brown y Handford 2003). Las aves utilizarían entonces las perchas de canto ubicadas a la mayor altura posible, ya que éstas le proporcionarían entonces una mejor transmisión evitando la reverberación (Padgham 2004, Mathevon *et al.* 2006, Boncoraglio y Saino 2007).

En el presente estudio se encontró que, como era esperado, los cambios en el recurso alimento y la estructura del ambiente no afectan las decisiones a la hora de elegir las características que debe poseer una percha sobre la cual cantar. La consistencia de la selección de perchas de despliegue por parte de estas dos especies con la HAA ya había sido postulada por Sagario (2011) en los bosques abiertos de *Prosopis flexuosa* sin pastoreo del Monte central. Sin embargo, no se debe desestimar la hipótesis que postula que al cantar desde sitios expuestos, el ave puede detectar potenciales predadores aéreos con mayor facilidad (Cresswell 1994, Lima 2009). El ave, al demarcar su territorio por medio del canto, puede ser más fácilmente detectada por predadores (Ward y Slater 2005) por lo que la detección temprana disminuiría los potenciales riesgos de la predación.

A pesar de que los algarrobos en Ñacuñán representan entre un 8 % (jarillales) y un 25 % (algarrobales) de la cobertura vegetal, fueron la especie más utilizada para perchar en ambos ambientes por las dos especies de aves. Los sitios puntuales donde se realizó el presente estudio poseen actualmente muy baja (algarrobales con pastoreo) o nula extracción de leña (algarrobales y jarillales dentro del área protegida), y no han sufrido incendios durante al menos 50 años (aunque si han ocurrido en sectores cercanos, Marone 1990). Sin embargo, esta situación no es la generalidad del Monte central. En el desierto del Monte, *Prosopis flexuosa* ha sido fuente de recursos para las comunidades locales, aunque debido a las particularidades de crecimiento de este árbol y su uso antrópico desmedido, sus bosques han sufrido un marcado empobrecimiento (Alvarez *et al.* 2006, Perosa *et al.* 2014).

El crecimiento de este árbol está determinado por la profundidad de las napas de agua más que por las precipitaciones *per se*, lo que ha determinado que en los bosques de Ñacuñán el crecimiento sea mas lento que en otros sitios del desierto del Monte (Villagra *et al.* 2005a). En este sitio, la napa freática es particularmente profunda e inaccesible para las raíces, por lo que los árboles se nutrirían sólo de pequeñas napas "flotantes" que se encuentran sobre capas lenticulares de arcillas, las cuales poseen una considerable menor cantidad de agua (Torres 2001). A este crecimiento lento se suma la explotación que se realiza actualmente en muchos de los bosques del Monte central (aunque no puntualmente en los sitios de estudio), principalmente para el uso de su madera como combustible, explotación que no está balanceada con la renovación del mismo (Villagra *et al.* 2005b). El fuego, por su parte, ha eliminado el estrato arbóreo

convirtiendo gran parte de estos bosques en arbustales (Cesca *et al.* 2014). Esta arbustización podría mantener la abundancia de algunos recursos utilizados por las aves (e.g., el alimento), pero cambia otros que, aunque menos evidentes, también son de importancia para las comunidades de aves y pueden afectar sus poblaciones, como la disponibilidad de perchas adecuadas para el despliegue territorial.

CAPÍTULO V

PATRONES DE MOVIMIENTO DE JUVENILES DE AVES GRANÍVORAS EN EL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL

Soy el viento que en la pampa habla fuerte con el monte,
cuando besa las cuchillas y va arriando el temporal.
Pero sé cruzar despacio cuando veo que en la rama,
el chingolo y la chingola se juegan por su nidada.

Argentino Luna

CAPÍTULO V

PATRONES DE MOVIMIENTO DE JUVENILES DE AVES GRANÍVORAS EN EL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL

Introducción

Los patrones de dispersión natal (i.e. cómo, cuánto y cuándo se dispersan los juveniles desde el área de cría de sus progenitores hasta que establecen su propio sitio de reproducción; Greenwood 1980) son de gran importancia para comprender la dinámica poblacional de una especie, dado que en última instancia son causantes del flujo genético (Ronce 2007, Gibbs *et al.* 2010). Sin embargo, la dispersión natal es uno de los procesos menos comprendidos de la ecología de poblaciones de aves (Russell *et al.* 2004, Penteriani y Delgado 2009) y, a pesar de su importancia en planes de conservación (Berkeley *et al.* 2007), son particularmente escasos los estudios sobre esta temática realizados en el Hemisferio Sur (Carro 2012) y más aún en zonas desérticas (Zann y Runciman 1994). La mayor parte de estos estudios han sido desarrollados en especies que realizan cortos desplazamientos o teniendo en cuenta solo los individuos de una población que poseen filopatría, lo que ha generado un sesgo a la hora de evaluar los datos disponibles. A pesar de esto, se ha argumentado que serían relativamente pocas las especies de passeriformes en las que los juveniles se reproducen en cercanías del entorno paterno (Weatherhead y Boak 1986, Weatherhead y Forbes 1994).

Los movimientos de los juveniles pueden ser divididos en dos etapas: una inicial predispersiva o filopátrica, en la cual el juvenil se queda en los alrededores del territorio donde nació, y una dispersiva que culmina cuando forma su propio territorio (Morrison y Wood 2009). La duración de la etapa predispersiva es muy variable entre especies, ya que si bien en la mayoría se restringe al período de dependencia alimentaria, en otras existe filopatría hasta la siguiente temporada reproductiva o incluso por más tiempo (Russell 2001). Esta filopatría provee ventajas a los juveniles al aumentar la eficiencia de alimentación y disminuir la predación, pero a su vez supone un costo para los adultos, quienes pueden verse perjudicados por la competencia (Emlem 1995, Baglione

et al. 2006). La disponibilidad de recursos en el ambiente modula la competencia dentro del grupo familiar, determinando el tiempo que los juveniles permanecen en cercanías de sus progenitores (Baglione *et al.* 2005, 2006). Por su parte, la duración de la etapa dispersiva depende tanto de factores intrínsecos del animal dispersante (e.g. el momento en que el individuo alcanza la madurez reproductiva) como de las condiciones ambientales que le permiten establecer su propio territorio (e.g. la disponibilidad de sitios adecuados vacantes; Greenwood y Harvey 1982, Galliard *et al.* 2006, Pärn *et al.* 2012).

La dispersión natal provee beneficios al individuo: incrementa la variabilidad genética de la progenie, disminuye la competencia y permite obtener territorios y parejas de mejor calidad (Diekman *et al.* 1999, Perrin y Mazalov 2000, Wang y Lu 2014). Sin embargo, la dispersión tiene un costo, ya que el juvenil que se aleja del territorio parental pierde la protección de sus progenitores, recorre terrenos desconocidos con fuentes de alimento inciertas y debe realizar una inversión energética (Hamilton y May 1977, Bonte *et al.* 2012). Algunos de estos costos pueden ser evitados o disminuidos a través de ciertas estrategias comportamentales, como movilizarse en bandadas (e.g., Templeton *et al.* 2011).

En el desierto del Monte el conocimiento de los movimientos de las aves juveniles es muy escaso y se restringe a unas pocas observaciones de individuos adultos que fueron anillados como juveniles (Sagario 2011). El objetivo de este capítulo es describir los movimientos predispersivos y dispersivos, y la distancia de dispersión natal de los juveniles de *Zonotrichia capensis, Saltatricula multicolor* y *Poospiza torquata*.

Métodos

Anillado de juveniles

A mediados (noviembre) y finales (febrero) de las temporadas reproductivas de 2009-2010, 2010-2011 y 2011-2012 se realizaron muestreos con redes de niebla en cuatro parcelas de 15 ha (300 x 500 m), dos de ellas ubicadas en algarrobales y dos en jarillales en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán (ver capítulos II y III). En cada parcela se colocaron 15 redes de niebla de 12 m de largo (38 mm de malla), separadas entre sí

por 75-100 m (Ralph *et al.* 1996). Las redes estuvieron activas las primeras cuatro horas a partir del amanecer durante tres días. Todos los individuos capturados de *Z. capensis, S. multicolor* y *P. torquata* identificados como juveniles (por coloración del plumaje y presencia de comisuras en el pico) fueron marcados con anillos de aluminio numerados y con anillos de colores con una combinación única para su posterior identificación en el campo. Si bien *P. torquata* se alimenta mayormente de insectos durante el periodo reproductivo (Lopez de Casenave *et al.* 2008, Milesi *et al.* 2008), fue incluida en el estudio porque durante la etapa de dispersión natal (i.e. otoño-invierno) es fundamentalmente granívora (Lopez de Casenave *et al.* 2008, Marone *et al.* 2008, Milesi *et al.* 2008, Sánchez y Blendinger 2014).

Distancia de dispersión natal

La distancia de dispersión natal (i.e., la distancia entre el sitio de nacimiento y el sitio donde se establecen los individuos para defender el territorio por primera vez; Spear *et al*. 1998) es difícil de cuantificar en aves passeriformes (Swingland y Greenwood 1984), particularmente en las de bajo peso, porque no se les puede colocar transmisores que se mantengan activos hasta la temporada reproductiva siguiente (Naef-Daenzer *et al.* 2005, Dawideit *et al.* 2009). En estos casos, la técnica de anillado y relocalización es, junto con la aproximación molecular (e.g. Woltmann *et al.* 2012), la única alternativa de estudio, a pesar de su baja eficiencia cuando las aves efectúan movimientos que involucran grandes distancias (van Noordwijk 1984, Paradis *et al.* 1998). Se realizó un intenso esfuerzo de búsqueda dentro de las parcelas de individuos reproductivos (i.e., que cantaban, nidificaban o eran encontrados con pichones) que habían sido anillados durante la temporada inmediatamente anterior como juveniles. Además, se realizaron capturas con redes de niebla (siguiendo el procedimiento explicado más arriba) para evaluar el estado reproductivo de los individuos por medio del grado de desarrollo del parche de incubación o la protuberancia cloacal (Ralph *et al.* 1996). Las búsquedas y capturas se realizaron durante las temporadas reproductivas de 2009-2010, 2010-2011, 2011-2012 y 2012-2013. Además, se realizaron búsquedas de juveniles anillados durante la temporada reproductiva 2008-2009, cuando se realizaron capturas en una de las parcelas de algarrobal (Sagario 2011), pero los intentos de relocalización en la temporada 2009-2010 se efectuaron en las cuatro parcelas. Debido a

que las especies estudiadas no poseen dimorfismo sexual, se identificaron como machos a los adultos que cantaban y como hembras a los que acompañaban al macho (Sagario y Cueto 2014a). La distancia de dispersión natal fue medida entre el sitio de captura del juvenil y el sitio de avistaje o recaptura del mismo individuo como adulto reproductivo en la siguiente temporada reproductiva.

Movimientos dispersivos y predispersivos

Para evaluar los movimientos previos al establecimiento de un territorio, tanto predispersivos (i.e., mientras el juvenil se encuentra en cercanías del territorio paterno) como dispersivos, se utilizaron tres aproximaciones diferentes.

Transectas radiales- Luego de la sesión de captura y anillado de juveniles (marzo) de la temporada reproductiva 2009-2010 se dispusieron cuatro transectas de 500 m de largo perpendiculares a cada lado del rectángulo que forma la parcela (Fig 1a). Cada transecta fue recorrida cuatro veces durante las primeras horas de la mañana y las últimas de la tarde. Se recorrieron dos transectas por parcela cada dos días. Para optimizar el muestreo, las transectas fueron de ancho variable (Ralph *et al.* 1996) y el esfuerzo de muestreo estuvo dirigido únicamente a localizar e identificar a los juveniles anillados.

Captura-marcado-reubicación- Los movimientos predispersivos fueron evaluados por medio de la técnica de captura-marcado-recaptura y la reubicación de juveniles anillados. Para recapturarlos se realizaron sesiones de captura con redes de de niebla en las cuatro parcelas durante los inviernos de 2010, 2011 y 2012, con el mismo protocolo descripto anteriormente (2244,5 hs-red). Para cada juvenil anillado recapturado se registró el sitio de captura.

Los juveniles anillados también fueron buscados intensamente dentro de las parcelas durante el otoño y el invierno (354 hs de búsqueda). Para cada individuo localizado se registró con un geoposicionador satelital su ubicación y se calculó la distancia entre el sitio donde había sido anillado y el sitio de reubicación.

Radiotelemetría- Con esta técnica solo se evaluaron los movimientos predispersivos y dispersivos de *S. multicolor*, la especie de mayor peso (~21 g) y que puede soportar el peso del transmisor (que no debe superar el 3% del peso del ave para no afectar su vuelo; Kenward 2001).

Se colocaron transmisores VHF a ocho juveniles en febrero de 2012, siguiendo las recomendaciones de Rappole y Tipton (1991). Los juveniles fueron capturados con redes de niebla en una de las parcelas de algarrobal, fueron marcados con anillos de aluminio numerados y anillos de colores con una combinación única y se les extrajo una muestra de sangre (vía punción de la vena alar) para la determinación genética del sexo mediante el uso de marcadores moleculares. Se utilizaron transmisores de 0,6 g tipo "mochila" (modelo A1025, Advanced Telemetry Systems), un radioreceptor R410 y una antena Yagi de cuatro elementos (Advanced Telemetry Systems). Se utilizó una frecuencia de 24 pulsos/min para maximizar la vida útil del transmisor (duración de batería estimada: 44 días). Para localizar a los individuos se utilizó la técnica de triangulación, registrando el ángulo de ubicación del ave desde al menos tres de las 41 estaciones georeferenciadas establecidas a tal fin. Cuando fue necesario, la antena fue montada sobre una pértiga de 3,5 m de altura (sobrepasando el estrato arbustivo, que posee mayor densidad vegetal, ver capítulo III) para obtener una señal más clara. Se utilizó el software Locate 3.34 (Pacer Computing 2005) para calcular la ubicación de cada registro.

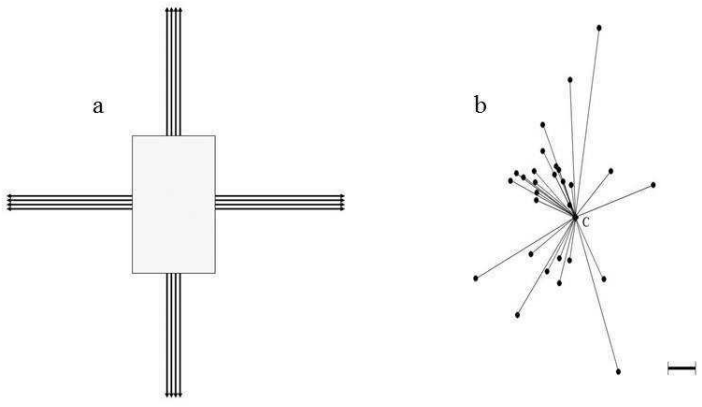

Fig. 1. a) Disposición de las transectas radiales alrededor de parcela donde se realizó el anillado de juveniles dorante la etapa reproductiva. **b)** Centroide (C) y localizaciones (círculos negros) obtenidas por radiotelemetría de uno de los individuos juveniles de *S. multicolor* (ver explicación en el texto). La barra negra equivale a 100 m.

Con los puntos de registro de cada individuo, se calculó el centroide del polígono envolvente (i.e., el punto medio que genera triángulos de igual superficie; Fig.1b) y se calculó la distancia de cada localización con respecto al centroide con el programa QGIS 1.8.0-Lisboa (Quantum GIS Development Team 2012), por medio de la extensión AniMove 1.3.3 (Boccacci *et al.* 2013). Estas distancias fueron utilizadas para estimar el grado de movilidad de los juveniles.

Resultados

Durante las estaciones reproductivas 2009-2010, 2010-2011 y 2011-2012, en las cuatro parcelas, fueron capturados 37 juveniles de *Z. capensis,* 60 de *S. multicolor* y 31 de *P. torquata*. En la temporada 2011-2012 se capturó el mayor número de juveniles de las tres especies (5 *Z. capensis,* 32 *S. multicolor* y 16 *P. torquata*) y en 2009-2010 el menor número (7, 8 y 8, respectivamente). A pesar de que el esfuerzo de captura fue muy similar en algarrobales y jarillales (1612 y 1605 hs-red, respectivamente), el 45,9% de las capturas de juveniles de *Z. capensis*, el 71,6% de *S. multicolor* y el 77,4% de *P. torquata* fueron realizadas en los algarrobales. Es destacable que en la parcela ubicada en un jarillal con muy baja cobertura de algarrobos (*Prosopis flexuosa*) solo fueron capturados dos juveniles de *Z. capensis,* cuatro de *P. torquata* y ninguno de *S. multicolor* en todas las temporadas reproductivas

Distancia de dispersión natal

Durante las temporadas reproductivas, fueron hallados 5 adultos de *Z. capensis* que habían sido anillados como juveniles durante la temporada reproductiva anterior en alguna de las cuatro parcelas. De éstos, solo uno fue recapturado en una red de niebla (a 343 m del sitio de captura inicial), mientras que los otros cuatro fueron observados a 267, 376, 1045 y 3054 m de la red donde se los capturó. De estos cinco individuos, tres fueron hallados en la misma parcela donde fueron anillados, mientras que otro (el que fue observado a 1045 m de distancia) se encontraba en un bebedero de animales domésticos en una vivienda ubicada en el límite de la reserva. El quinto individuo (observado a 3054 m) se había dispersado efectivamente: capturado como juvenil en

febrero de 2010 en una parcela de jarillal, fue observado en diciembre del mismo año alimentando volantones junto a su pareja, en una parcela de algarrobal, a tres kilómetros de distancia de su sitio inicial de captura. Debido a que su pareja efectuaba despliegues de defensa territorial, se estima que el individuo era una hembra.

Seis individuos de *S. multicolor* anillados como juveniles fueron observados o recapturados al comienzo de la siguiente temporada reproductiva, pero ninguno mostró comportamientos reproductivos. Todos fueron registrados dentro de la misma parcela de captura (cinco en algarrobales, uno en jarillal), a una distancia (± DE) de 112 ± 51 m (rango: 56-155 m) del sitio de captura inicial.

Finalmente, ninguno de los juveniles de *P. torquata* anillados como juveniles fue recapturado u observado en la estación reproductiva inmediatamente posterior.

Movimientos predispersivos

No se detectaron juveniles anillados de las especies estudiadas en ninguno de los muestreos en las transectas radiales realizados con posterioridad a la temporada reproductiva 2009-2010. Durante la temporada no reproductiva se registraron, por medio de la relocalización visual o de la captura con redes de niebla, un individuo de *Z. capensis,* ocho de *S. multicolor* y uno de *P. torquata* anillados como juveniles en la estación reproductiva inmediatamente anterior. El juvenil de *Z. capensis* fue recapturado a 51 m del sitio de captura inicial. Los ocho juveniles de *S. multicolor* fueron relocalizados a una distancia (± DE) de 283 ± 250 m (rango: 88-680 m). Uno de ellos fue observado en una parcela diferente de donde había sido anillado (a una distancia de 600 m), otro en la estación biológica de la reserva (a 680 m), mientras que los otros seis fueron registrados en la misma parcela donde habían sido anillados. El único individuo de *P. torquata* anillado fue observado a 270 m del sitio de la primera captura.

Los transmisores, colocados a dos hembras y seis machos juveniles de *S. multicolor*, estuvieron activos entre 15 y 22 días. Se obtuvieron datos de movimientos de siete individuos (seis machos y una hembra). La distancia promedio (± DE) al centroide de los siete individuos fue de 264 ± 142 m (rango: 6-854 m). Sin embargo, los individuos en sus movimientos diarios realizaron mayores desplazamientos, habiéndose registrado movimientos diarios de hasta 1132 m.

Discusión

A pesar de que *Z. capensis* es una especie muy estudiada, de amplia distribución y muy abundante, en este trabajo se reporta el primer dato preciso de distancia de dispersión natal para la especie. Miller y Miller (1968) y Smith (1978) no pudieron relocalizar juveniles, por lo que simplemente especularon que la dispersión natal de la especie sería amplia. A una conclusión similar llegó Norment (1994) para *Zonotrichia querula,* cuyos juveniles no nidifican cerca del territorio donde nacieron. Sin embargo, en especies emparentadas se conocen rangos de dispersión de corta distancia. Por ejemplo, el migratorio *Zonotrichia leucophrys oriantha* tiene una distancia de dispersión natal promedio de 1,7 km para las hembras y de 970 m para los machos (Morton 1992), mientras que la distancia de dispersión natal de la subespecie residente *Z. leucophrys nuttalli* fue calculada de 610 m para hembras y 550 m para machos por Baker y Mewaldt (1978) y en 110 m para ambos sexos por Petrinovich y Patterson (1982). Sin embargo, los datos que presentan estos autores están basados en un pequeño porcentaje de la población de juveniles dispersantes (Morton 1992: 4,17%; Baker y Mewaldt 1978: 20,98%; Petrinovich y Patterson 1982: 5,94%), por lo que es altamente probable que las distancias se encuentren subestimadas.

El individuo relocalizado fue uno de los dos únicos juveniles de esta especie anillados en la parcela con menor productividad de las cuatro estudiadas, ubicada en un jarillal, y se lo halló alimentando juveniles en un algarrobal. Esta observación sugiere que la selección del ambiente donde establecer el primer territorio ocurre en la etapa de dispersión natal y no mientras el individuo se encuentra en dependencia alimentaria de los progenitores (Morton *et al.* 1992, Matthysen 2002). La capacidad de alcanzar la madurez sexual en el primer año es beneficiosa para *Z. capensis*, en un sitio en donde más del 90% de sus nidos fracasan (Mezquida y Marone 2001). En sitios en los cuales puede reproducirse a lo largo del año, se observó que puede reproducirse incluso antes del año de edad (Miller y Miller 1968, Smith 1978).

La baja tasa de filopatría de *Z. capensis* durante el período no reproductivo (solo un juvenil fue observado en el área de cría) también fue notada por Sagario *et al.* (2014), quienes relocalizaron solo el 2,6% de los juveniles de esta especie en el área de cría. Estas observaciones sugieren que inmediatamente luego del período de dependencia alimentaria, los juveniles abandonan el área ocupada por sus progenitores, como han observado Morton *et al.* (1991) para *Zonotrichia leucophrys oriantha*. Al igual que en otras especies del género *Zonotrichia* (e.g. Parsons y Baptista 1980,

Petrinovich y Patterson 1982, Piper 1995), los juveniles dispersantes de *Z. capensis* se asocian a bandadas mixtas invernales (King 1973, Capítulo VI). Es altamente probable que los individuos no puedan ser hallados en las parcelas de estudio ni en sitios próximos a causa de los amplios movimientos que éstas efectúan, pero no se puede descartar que exista una alta tasa de mortalidad de juveniles, la cual en algunas especies es significativa (e.g. Sæther *et al.* 1999, Perkins y Vickery 2001, Shipley *et al.* 2013).

El 13% de los juveniles de *S. multicolor* fue observado en cercanías al sitio de captura durante la estación no reproductiva siguiente a su nacimiento. Incluso siete de los ocho individuos de la especie que pudieron ser relocalizados por telemetría mantuvieron sus actividades en los alrededores del sitio inicial de captura (dos de ellos, machos, fueron incluso recapturados la primavera siguiente en la misma parcela). Teniendo en cuenta la superficie del área de acción de los juveniles de *S. multicolor* en el sitio inmediatamente luego de la temporada reproductiva (entre 11 y 42 ha, Zarco y Cueto *datos no publ.*) y el tamaño de las parcelas utilizadas para reubicarlos (15 ha), es probable que la proporción observada de juveniles que se mantienen en las cercanías del área donde nacieron esté subestimada. El 10% de los individuos de *S. multicolor* capturados como juveniles fueron relocalizados en la misma parcela al comienzo de la primavera siguiente. Ninguno fue relocalizado en el área a partir de mediados de primavera, cuando la especie comienza a reproducirse en el sitio (Mezquida 2003), por lo que no se pudo corroborar ningún evento reproductivo y no se pudo calcular la distancia de dispersión natal.

Dado que los juveniles se mantienen cerca del área de cría durante la temporada no reproductiva y que más de un tercio de los individuos de *S. multicolor* han sido observados en grupos familiares durante el invierno en algarrobales sin pastoreo (Capítulo VI), se puede considerar que los juveniles de esta especie poseen dispersión natal retrasada (Russell 2000). La dispersión natal retrasada es la prolongación de la filopatría en el territorio filial más allá de la edad de dependencia nutricional (Russell 2000, Russell *et al.* 2004, Gill y Stutchbury 2010). Se ha especulado que sería una estrategia que proveería a los juveniles inexpertos ventajas que aumentan su supervivencia, ya que incrementa la protección por parte de los padres, mejora las destrezas para alimentarse, se utiliza un terreno conocido, evita los costos de convertirse en *floater* e incluso puede influenciar la dirección en la cual dispersar (Russell 2000, Ekman *et al.* 2002, Wheelwright y Templeton 2003, Griesser *et al.* 2006, Gill y

Stuchbury 2010, Matthysen *et al.* 2010, Slagsvold *et al.* 2013, Small *et al.* 2015). Se observó reiteradamente durante el invierno que los juveniles de los grupos familiares se movilizaban siguiendo a corta distancia a los adultos, se alimentaban con éstos y cuando un potencial predador (o el mismo observador) se encontraba cerca del grupo los adultos realizaban llamadas de alarma ante las cuales los juveniles se alejaban del sitio, evidenciando protección parental. Aunque ha sido poco estudiada (Cockburn 2003), la dispersión natal retrasada ocurre principalmente en aves de climas templados del Hemisferio Sur (Russell 2000, Russell *et al.* 2004) y es un componente importante en la historia de vida de las aves neotropicales con y sin cría cooperativa (Martin 1996, 2004, Gill y Stuchbury 2010). En el desierto del Monte central otras especies de passeriformes podrían poseer dispersión natal retrasada, manteniendo los grupos familiares durante el invierno (e.g., *Saltator aurantiirostris, Gubernatrix cristata, Leptasthenura platensis, Cranioleuca pyrrhophia, Pseudoseisura lophotes* y *Stigmatura budytoides*; Sosa *et al.* 2011, *obs. pers.*).

Poospiza torquata fue la especie de la que se pudo recabar una menor cantidad de información acerca de sus movimientos, ya que solo un juvenil (3,2%) de todos los anillados fue relocalizado durante su primera temporada invernal. Sagario *et al.* (2014) relocalizaron en el sitio de estudio un 6,5% del total (62 individuos) de juveniles anillados entre 2004 y 2008. Estos datos sugieren que, como se observó en *Z. capensis,* gran parte de los juveniles dispersarían luego del período de dependencia nutricional Al igual que para *S. multicolor,* no existen datos acerca de la ecología de los juveniles de esta especie. Sin embargo, se han observado juveniles o subadultos formando parte de bandadas invernales monoespecíficas y mixtas (Capítulo VI). Agruparse disminuye los riesgos de la dispersión natal (Nilsson y Smith 1988, Ekman 1989, Templeton *et al.* 2011) y, además, puede proveer a los juveniles beneficios como conseguir pareja o encontrar un sitio de asentamiento para reproducirse en su primera temporada reproductiva (Koivula *et al.* 1996, Otter *et al.* 1999).

Los resultados del presente capítulo muestran que las especies estudiadas utilizarían distintas estrategias luego del período de dependencia filial. La falta de experiencia de los juveniles (principalmente en lo que respecta búsqueda de alimento) sería compensadamanteniendo grupos familiares o agregándose en bandadas. A pesar del bajo número de datos, se observó que de las tres especies, *P. torquata* sería la que

abandona más rápido los alrededores del área de cría, mientras que los juveniles de *S. multicolor* se mantendrían hasta la temporada siguiente, acompañados de sus progenitores. Debido a la gran cantidad de factores que pueden afectar el comportamiento dispersivo en aves y a la importancia que tiene el conocimiento de los patrones de movimiento de los individuos pre-reproductivos (y sus mecanismos), es necesario contar con más estudios que los analicen con una mayor profundidad.

CAPÍTULO VI

INFLUENCIA DE LA ABUNDANCIA DE ALIMENTO SOBRE LA FORMACIÓN DE BANDADAS INVERNALES DE AVES GRANÍVORAS EN EL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL

La vida es una permanente lucha libre, y fuera de las limitadas y transitorias relaciones familiares, el estado normal de la existencia es la guerra hobbesiana de todos contra todos.

T.H. Huxley

¡No compitan! La competencia es siempre perjudicial para la especie y todos tenemos muchos recursos para evitarla. […] Ésta es la consigna que nos transmiten el monte, el bosque, el río y el océano. Cooperen entonces, ¡practiquen la ayuda mutua! Tal es la enseñanza de la naturaleza y tal es el camino que han seguido los animales que alcanzaron la posición más alta dentro de sus respectivas clases.

P. Kropotkin

CAPÍTULO VI

INFLUENCIA DE LA ABUNDANCIA DE ALIMENTO SOBRE LA FORMACIÓN DE BANDADAS INVERNALES DE AVES GRANÍVORAS EN EL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL

Introducción

Se ha observado en ambientes templados y fríos del mundo que durante la temporada no reproductiva los individuos de muchas especies de aves se agrupan formando bandadas (e.g. Morrison *et al.* 1987, Ewert y Askins 1991, Dolby y Grubb 1998, Ippi y Trejo 2003, Farley *et al.* 2008). Estas bandadas pueden estar constituidas por individuos de una única especie (bandadas monoespecíficas) o de más de una (bandadas mixtas) y se encuentran integradas por individuos residentes que durante el verano defienden un territorio, por individuos migrantes, por adultos *floaters*, y/o por individuos juveniles (Cody 1971, Ippi y Trejo 2003, Brown y Long 2007). En los desiertos templados, las bandadas se mueven grandes distancias y no se mantienen en un área determinada (Cody 1971), a diferencia de lo que sucede en áreas tropicales, donde las bandadas mixtas mantienen cohesión incluso durante la temporada reproductiva, defendiendo un territorio común y estable, que puede perdurar durante varios años (e.g. Munn y Terborg 1979, Alves y Calvacanti 1996, Poulsen 1996, Thiollay 1999, Martínez y Gomez 2013).

Para explicar la formación de bandadas se ha propuesto que éstas proveen dos ventajas a los individuos que, en última instancia, aumentarían su *fitness* (Jullien y Clobert 2000): disminuyen el riesgo de predación y aumentan la eficiencia de búsqueda de alimento (Whittingham *et al.* 2004, Beauchamp 2008; Sridhar *et al.* 2009). Estas ventajas no son mutuamente excluyentes (Hutto 1994) y pueden actuar sinérgicamente, aunque la importancia relativa de cada una es variable (Jullien y Clobert 2000).

La reducción del riesgo de predación que poseen los individuos de una bandada está asociada a múltiples causas: el "efecto de la bandada egoísta" (los individuos

disminuyen el riesgo de predación por su posición frente a otros miembros del grupo; Hamilton 1971, Pulliam 1973), el "efecto de dilución" (el individuo tiene una menor probabilidad de ser individualizado por el predador; Foster y Treherne 1981), el "efecto de encuentro" (la probabilidad de ser encontrado por un predador es menor; Inman y Krebs 1987), el "efecto de confusión" (la habilidad del predador disminuye al no poder atacar y perseguir a un solo individuo; Neill y Cullen 1974) y el "efecto de muchos ojos" (el mayor número de individuos aumenta la probabilidad de detectar tempranamente al predador; Pulliam 1973). Las evidencias que soportan esta ventaja son que las especies que son más propensas a ser predadas tienen una alta tendencia a agruparse en bandadas (e.g. Buskirk 1976, Thiollay y Jullien 1998) y que ante la presencia de un predador las aves tienden a agruparse (Forsman *et al.* 1998). Además de la disminución del riesgo de predación, los individuos de la bandada poseen una mayor eficiencia en la alimentación, ya que el tiempo ahorrado en la detección de los predadores puede ser invertido en la búsqueda y manipulación del alimento (Sullivan 1984). Sin embargo, las bandadas son más evidentes que los individuos solitarios para la mayor parte de los predadores y al moverse en grupo puede aumentar la tasa poblacional de predación (Cresswell 1996). Además, las bandadas muy densas pueden hacer que sus integrantes demoren más tiempo en huir ante potenciales peligros (Beuchamp 2012).

El aumento en la eficiencia de búsqueda de alimento *per se* cuando un animal se encuentra agrupado debería estar balanceado positivamente con el aumento de la competencia que generan los otros individuos (Hutto 1988, Maniscalco *et al.* 2001 Fernandez-Juricic *et al.* 2004). Además del caso de los miembros insectívoros que aprovechan el movimiento de insectos que genera la bandada (Winterbottom 1943, Satischandra *et al.* 2007), se ha propuesto que los individuos en las bandadas obtienen un mayor beneficio por cleptoparasitismo (Brockmann y Barnard 1979), por la evasión de las zonas ya relevadas por otros individuos (Cody 1971, Beuchamp 2005) y por la ocupación de áreas donde otros individuos ya han encontrado alimento (Krebs 1973, Waite y Grubb 1988). Esto sería particularmente importante para aves granívoras en sitios desérticos, donde las semillas se encuentran usualmente agrupadas y no dispersas homogéneamente (Reichman 1984, Guo *et al.* 1998, Marone *et al.* 2004).

Si la permanencia dentro de una bandada le provee o no un beneficio al individuo gracias a la disminución del riesgo de predación ha recibido gran atención, realizándose una gran cantidad de estudios exploratorios y experimentales al respecto

(e.g. Creswell 1994, Beauchamp 2010). Sin embargo, la hipótesis del aumento en la efectividad para conseguir alimento no sólo ha recibido considerablemente menor interés, sino que gran parte de los estudios lo plantean como un supuesto inequívoco a pesar de haber sido puesto a prueba en pocas ocasiones. Los estudios que evalúan el efecto del agrupamiento sobre la eficiencia de la alimentación han seguido dos aproximaciones: una de arriba hacia abajo ("*top down*") en la cual se observan las variaciones en la alimentación (e.g. cantidad y calidad de alimento consumido, tiempo dedicado a la alimentación) entre individuos solitarios y en bandadas (e.g. Sasvári 1992, Suhonen 1993, Warkentin y Morton 2000), y otra de abajo hacia arriba ("*bottom up*") en la cual se analiza cómo y cuánto afecta al comportamiento de las aves la variación en la abundancia de alimento (e.g. Cody 1971, Berner y Grubb 1985, Székely *et al.* 1989, With y Morrison 1990, Poulsen 1996, Develey y Peres 2000). La mayoría de estos estudios están realizados en bandadas de sitios tropicales y en especies principalmente insectivoras, por lo que es difícil extrapolar sus resultados a zonas templadas y aves granívoras.

Los beneficios y las desventajas de agruparse en bandadas mixtas son distintos para cada especie y los roles de cada una en la bandada pueden ser diferentes. Existen dos clasificaciones de estos roles, una basada en la frecuencia de agrupación y otra en el mantenimiento de la cohesión del grupo. Winterbottom (1943) clasificó a los integrantes de las bandadas mixtas en *especies núcleo* (integran la totalidad o una gran parte de las bandadas) y especies *satélites* (las integran ocasionalmente). Por su parte, Moynihan (1962) clasificó a las especies en *líderes* (generalmente son las formadoras de la bandada, mantienen su cohesión y guían el movimiento del grupo) y *seguidoras* (se acoplan al desplazamiento de las líderes y no son necesarias para la existencia de la bandada). Las especies líderes, a su vez, pueden ser *activas* o *pasivas* según comanden o no la bandada por medio de llamadas. Por lo general, las líderes son a la vez especies núcleo (Moynihan 1962, Hino 1998, Dolby y Grubb 1998, 1999), es decir que las especies mejor representadas en las bandadas suelen ser las que guían el movimiento y mantienen la cohesión grupal.

Los estudios que analizan el efecto del uso antrópico del suelo sobre las bandadas han mostrado que la fragmentación del hábitat (Stouffer y Bierregaard 1995, Maldonado-Cohelo y Marini 2000, 2004, Tellería et al. 2001, Shirar y Sankar 2008, Cordeiro et al 2015), la deforestación (Shirar y Sankar 2008), la urbanización (Lee *et al.* 2005) y el pastoreo (Knowlton y Graham 2011) generan cambios en el número, la

riqueza, el tamaño y la cohesión de las bandadas, así como en la propensión de las especies a agruparse. Todos estos estudios fueron realizados en ambientes tropicales, donde las bandadas mantienen cohesión a lo largo del año y están conformadas mayoritariamente de especies insectívoras. Hasta el momento no se han llevado a cabo estudios en bandadas invernales de sitios desérticos, en las que predominan las aves granívoras.

En el desierto del Monte central, las aves granívoras se agrupan en bandadas durante la estación no reproductiva (Marone 1992b, Sagario 2011). Estas bandadas suelen ser mixtas aunque ocasionalmente se observan bandadas monoespecíficas (e.g., de *Poopiza torquata* o *Zonotrichia capensis*; obs. pers.). Sin embargo, existe escasa información acerca de estas agrupaciones y se desconoce qué factores estimulan su formación.

En el Monte central el pastoreo reduce la cobertura de pastos, el número de estructuras reproductivas de éstos (espigas) y la cantidad de semillas en el banco del suelo (Pol *et al.* 2014). Por lo tanto, este es un buen escenario para evaluar el efecto de la disponibilidad de recursos sobre las bandadas. En este capítulo se pondrá a prueba la hipótesis de que *la disminución en la disponibilidad de alimento aumenta el grado de asociación de las aves granívoras en bandadas invernales*. Bajo esta hipótesis, se predice que habrá una proporción mayor de aves granívoras asociadas a bandadas en los algarrobales bajo uso ganadero con respecto a sitios no pastoreados.

Métodos

El estudio se llevó a cabo en los algarrobales sin pastoreo en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán y en algarrobales con pastoreo de sus inmediaciones. Para asegurar la independencia de las observaciones, el muestreo se realizó a una distancia mayor a 1000 m del límite entre la reserva y los algarrobales pastoreados. Los sitios seleccionados poseían una similar estructura de la vegetación, aunque difieren en la densidad de semillas presentes en cada ambiente (ver capítulos II, III y IV). Los muestreos fueron realizados durante el invierno de 2013 y 2014. Debido a que los campos destinados al engorde vacuno en el Monte central están divididos en "cuadros" (extensiones de terreno delimitadas por alambrados, cuya función es mantener

homogénea la carga ganadera en toda su superficie), siempre se trabajó en el mismo cuadro (34º03'S, 67º63'O; 850 ha) para evitar variaciones en la presión de pastoreo.

En cada ambiente se recorrieron transectas (34 transectas en 2013 y 28 en 2014) de ancho de faja variable dispuestas en forma paralela en dirección norte-sur, de 500 m de longitud y separadas entre sí por al menos 150 m, de manera de evitar el reavistaje de individuos. Las transectas fueron recorridas durante las primeras cuatro horas a partir del amanecer, siempre por el mismo observador y en un periodo de 35-45 min (excluyendo el tiempo invertido en observar las bandadas), utilizando un posicionador satelital para controlar las distancias y la dirección. Se registraron todas las aves oídas u observadas. Los muestreos fueron realizados alternando diariamente los ambientes recorridos y se muestreó el mismo número de transectas en cada ambiente.

Para cada ave observada se registró su ubicación con respecto al observador y se evaluó si estaba o no asociada a una bandada. La bandada fue definida como la agregación de tres o más individuos que se movilizaban en la misma dirección por distancias mayores a 15 m y no estaban separados entre ellos por más de 15 m (Ippi y Trejo 2003). Cuando se encontraba una bandada, se registraban sus características (tamaño, composición) durante menos de 10 min. Se contó el número de individuos que formaban la bandada, pero en algunas ocasiones de bandadas superiores a 50 individuos se realizó una estimación del tamaño de la bandada.

Algunas especies residentes del desierto del Monte central poseen dispersión natal retrasada (e.g. *Saltatricula multicolor*; ver capítulo V) y forman grupos familiares (constituidos por los adultos y entre uno y tres juveniles), los cuales no fueron considerados como una bandada. Se definió como *bandada monoespecífica* a aquellas formadas por individuos de una sola especie (para el caso de *Zonotrichia capensis,* éstas podían estar conformadas por mas de una subespecie) y que, presumiblemente, no conformaban un grupo familiar. Pares de individuos fueron considerados como dos individuos solitarios. Se definió como especies núcleo a aquellas que integraban más del 75% de las bandadas de un ambiente. Cuando fue posible, se determinó en las bandadas mixtas qué especie lideraba el movimiento.

Se estimó para ambos ambientes la proporción de individuos de *Z. capensis, S. multicolor* y *Poospiza torquata* que integraban bandadas. Se consideró a *P. torquata* como granívora ya que en invierno se alimenta principalmente de semillas (Lopez de Casenave *et al.* 2008, Marone *et al*. 2008, Milesi *et al.* 2008, Olmedo 2013, Sánchez y Blendinger 2014, Valdés 2015). Cuando fue posible, se discriminó la subespecie

residente de *Z. capensis* (*Z. capensis hypoleuca*) de las migratorias (*Z. capensis choraules* y *Z. capensis australis,* Sagario *et al.* 2014).

Las diferencias en la proporción de individuos de cada especie que integraban bandadas entre algarrobales con y sin pastoreo se evaluaron con la prueba de Diferencia de dos Proporciones (Marascuilo y McSweeney 1977, Zar 2010).

Resultados

En las 94 hs de búsqueda que llevó recorrer las transectas en ambos ambientes, se registraron 4197 individuos (75,29% de ellos en los algarrobales sin pastoreo). En los algarrobales sin pastoreo el número de aves granívoras fue mayor que en los pastoreados (2652 y 312 individuos, respectivamente). Sin embargo, proporcionalmente al número de aves granívoras total en cada ambiente, el número de aves que fueron observadas en bandadas fue mayor en los pastoreados (una cada 16,4 individuos) que en los no pastoreados (una bandada cada 39 individuos). *Zonotrichia capensis* fue el ave mas abundante en los dos ambientes, representando el 49,65% de las aves en los algarrobales sin pastoreo y el 17,74% en los algarrobales con pastoreo.

En ambos ambientes, más del 90% de los individuos que conformaban las bandadas eran granívoros. El número de individuos de especies granívoras por bandada fue significativamente mayor en los algarrobales sin pastoreo que en los pastoreados (Prueba de Wilcoxon, $W = 685$, $P = 0{,}0118$, Fig. 1). Se registraron 67 bandadas de aves granívoras en los algarrobales sin pastoreo y 19 en los pastoreados.

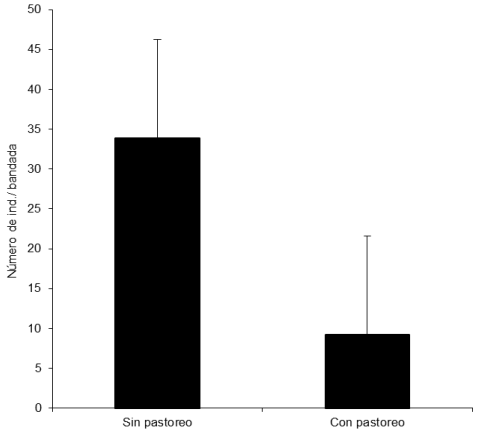

Fig. 1. Número promedio (+ error estándar) de individuos de aves granívoras que integraban bandadas en algarrobales sin pastoreo y con pastoreo.

En los algarrobales sin pastoreo se observaron 16 bandadas monoespecíficas: 6 de *Z. capensis,* 5 de *Phrygilus carbonarius*, 4 de *P. torquata* y 1 de *Columbina picui*. Las bandadas monoespecíficas de *P. carbonarius* solo fueron observadas cerca de jarillales de *Larrea* sp. Las bandadas estaban compuestas por 3,32 ± 2,04 especies (± DE, rango: 1-9, mediana 3). En los algarrobales con pastoreo se observaron 6 bandadas monoespecíficas: 5 de *Z. capensis* y 1 de *P. torquata*. Las bandadas estaban conformadas por 3,15 ± 2,28 especies (± DE, rango: 1-8, mediana 2).

La especie que estuvo presente en un mayor número de bandadas (teniendo en cuenta la totalidad de las bandadas) fue *Z. capensis*, tanto en los algarrobales sin pastoreo (51/68) como en los pastoreados (17/21), seguida por *P. torquata* (48/68 y 13/21, respectivamente). Cuando *Z. capensis* integraba una bandada mixta, sus movimientos eran seguidos por el resto de las especies. *Poospiza ornata* fue observada únicamente formando parte de bandadas, en todos los casos asociada a *P. torquata.*

Se observaron formando parte de las bandadas tanto aves granívoras residentes (*S. multicolor, P. torquata, Z. capensis hypoleuca* y *C. picui*) como migratorias (*P. carbonarius, Phrygilus fruticeti, Poospiza ornata, Z. capensis australis* y *Z. capensis choraules*). Las especies *P. ornata, P. carbonarius, P. fruticeti* y *C. picui* fueron observadas únicamente en los algarrobales sin pastoreo. El grado de agrupamiento en bandadas de las aves granívoras fue mayor en los algarrobales sin pastoreo que en los pastoreados (prueba de diferencia de dos proporciones, $Z = 0{,}319$; $P < 0{,}0001$; Fig. 2).

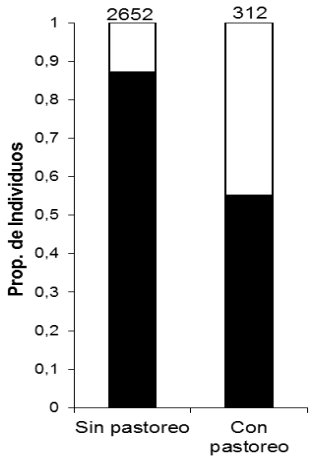

Fig. 2. Proporción del total de individuos de aves granívoras que estaban agrupados en bandadas (barras negras) y que no formaban parte de bandadas (barras blancas) en algarrobales sin pastoreo y con pastoreo. Arriba de cada barra se indica el número total de individuos.

En ambos ambientes se observó un total de 1753 individuos de *Z. capensis*, de los cuales 351 pertenecían a subespecies migratorias (*Z. capensis australis* y *Z. capensis choraules*), 127 a la subespecie residente (*Z. capensis hypoleuca*) y 1275 no pudieron ser identificados a ese nivel. El 94,6% del total de los individuos de esta especie fueron observados agrupados en el algarrobal sin pastoreo, mientras que en los pastoreados el valor fue de 62,8% (Fig. 3). Se encontró una mayor proporción de individuos agrupados en bandadas mixtas (Z = 0,360; P < 0,0001) y una menor proporción de individuos solitarios (Z = 0,320; P < 0,0001) en los sitios sin pastoreo, pero no se encontraron diferencias en la proporción de individuos que conformaban bandadas monoespecíficas (Z = 0,039; P = 0,0927, Fig. 3).

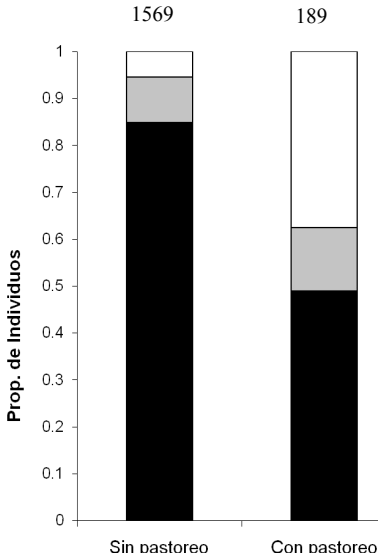

Fig. 3. Proporción de individuos de *Z. capensis* que estaban agrupados en bandadas mixtas (barras negras), monoespecíficas (barras grises) y que no formaban parte de bandadas (barras blancas) en algarrobales sin pastoreo y con pastoreo. Arriba de cada barra se indica el número total de individuos.

Se observaron 220 individuos de *S. multicolor,* 190 de ellos en los algarrobales sin pastoreo. La proporción de individuos solitarios fue mayor en los algarrobales con pastoreo (Z = 0,371; P < 0,0001), mientras que en los algarrobales sin pastoreo la proporción de individuos agrupados en bandadas fue mayor (Z = 0,314; P = 0,0014, Fig. 4). Se observaron grupos familiares solamente en los algarrobales sin pastoreo.

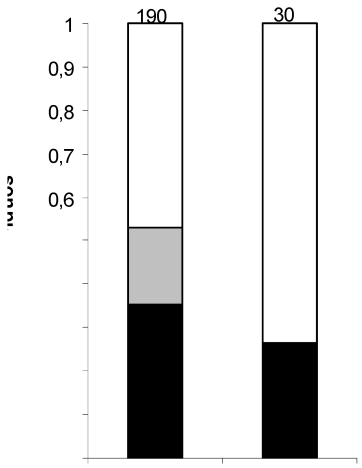

Fig. 4. Proporción del total de individuos de *S. multicolor* que estaban agrupados en bandadas mixtas (barras negras), en grupos familiares (barras grises) y que no formaban parte de bandadas (barras blancas) en algarrobales sin pastoreo y con pastoreo. Arriba de cada barra se indica el número total de individuos.

Se registraron 702 individuos de *P. torquata,* 625 de ellos en los algarrobales sin pastoreo. La proporción de individuos solitarios fue mayor en los algarrobales pastoreados (Z = 0,280; P < 0,0001) y la proporción de individuos agrupados en bandadas mixtas fue mayor en los algarrobales sin pastoreo (Z = 0,237; P < 0,0001;Fig 5). La proporción de individuos que formaban parte de bandadas monoespecíficas fue similar en ambos ambientes (Z = 0,043; P = 0,3878).

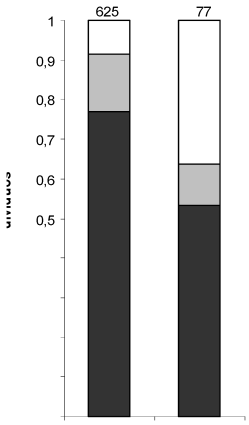

Fig. 5. Proporción del total de individuos de *P. torquata* que estaban agrupados en bandadas mixtas (barras negras), monoespecíficas (barras grises) y que no formaban parte de bandadas (barras blancas) en algarrobales sin pastoreo y con pastoreo. Arriba de cada barra se indica el número total de individuos.

Discusión

Las bandadas invernales en el desierto del Monte central mostraron características similares a las observadas en otros sitios desérticos, como la alta proporción de aves granívoras y el bajo número de especies por bandada (Cody 1971, Eichinger y Moriarty 1985, Morrison *et al.* 1987, Ewert y Askins 1991, Thomson *et al.* 1991). Sin embargo, el número de individuos (incluyendo los no granívoros) que forman bandadas en los distintos desiertos es muy variable (e.g. un promedio de 64,5 en Cody 1971, 7,9 en Morrison *et al.* 1987, 4 en Ewert y Askins 1991 y 34,7 y 10,6 en este trabajo).

Zonotrichia capensis se comportó como una especie núcleo, ya que estuvo presente en más del 75% de las bandadas en los dos ambientes. A su vez, también se comportó como especie líder, ya que sus desplazamientos eran seguidos por las otras especies que las integraban. Esta especie posee las características típicas de las especies líderes pasivas: alta capacidad de congregarse con otras especies, capacidad de formar bandadas monoespecificas y plumaje poco conspicuo (Moynihan 1979, Powell 1985, Tubelis 2007, Goodale y Beauchamp 2010, Arbeláez-Cortés *et al.* 2011). No obstante, su propensión al agrupamiento parece ser contexto-dependiente, ya que en algunos lugares tiende a agruparse (e.g. República Dominicana, Latta y Wunderle 1996; en el desierto del Monte, este estudio), pero en otros prácticamente no lo hace (e.g. Colombia, Miller y Miller 1968, Arbelaez-Cortez *et al.* 2011).

El hecho de que una especie (en este caso, *Z. capensis*) se comporte como especie líder no significa necesariamente que sea más eficiente que otras de la bandada para detectar parches de calidad para alimentarse (Beauchamp 2006). En bandadas mixtas de más de 50 individuos se observó que algunas de las especies se agrupaban dentro del espacio utilizado por la totalidad de la bandada, moviéndose como una "sub-bandada" de una o dos especies. Estos grupos en ocasiones se separaban de la bandada por distancias cortas, se alimentaban en un sector cercano y luego volvían a unirse al grupo mayor. Es probable que estos grupos se formen como consecuencia de que algunas especies tienen requerimientos alimenticios diferentes a los de la especie líder o porque poseen una mayor capacidad de encontrar parches de alimento de alta calidad pero aprovechan los beneficios de mantenerse en una bandada mayor, disminuyendo el riesgo de predación. Un caso particular lo constituyeron los grupos de *P. torquata,* a los que esporádicamente se agregaba *P. ornata.* Esta última es una especie migratoria que

se encuentra en el desierto del Monte en verano (Marone 1992, Lopez de Casenave et al. 2008, Milesi et al. 2008, Cueto *et al.* 2011), pero ocasionalmente algunos individuos permanecen durante la temporada no reproductiva, como ocurrió en los años en los que se llevó a cabo este estudio. Fue observada solo en los algarrobales sin pastoreo formando parte de bandadas y en todos los casos se movilizaba siguiendo los movimientos de los individuos de *P. torquata*, tanto en bandadas formadas únicamente por estas dos especies como en las mixtas. Probablemente, el hecho de que *P. ornata* se comporte como "chaperona" de *P. torquata* se deba a que ambas especies utilizan el mismo recurso y a que *P. torquata* es más eficiente para hallar sitios adecuados de alimentación. Durante la temporada estival las dos especies difieren marcadamente en su alimentación (Lopez de Casenave et al. 2008, Milesi et al. 2008), pero en invierno *P. torquata* es una especie graminívora (Lopez de Casenave et al. 2008, Marone *et al.* 2008, Milesi et al. 2008), alimentándose de las semillas preferidas por *P. ornata* (Cueto *et al.* 2006). En trabajos previos se ha observado que las asociaciones suelen ser más fuertes entre especies congenéricas que poseen similar tamaño corporal y comportamiento de alimentación (e.g., Sridhar *et al.* 2012).

En reiteradas ocasiones se observó que los individuos de *S. multicolor* se mantenían en grupos familiares, aunque estos grupos formaban parte de la bandada por trayectos cortos. Esto podría indicar que los grupos familiares mantienen un área de acción durante la temporada no reproductiva, pudiendo asociarse a bandadas mientras éstas se encuentran dentro de dicha área. De esta manera, el grupo familiar puede aprovechar los beneficios de la bandada. En el desierto del Monte central, durante la temporada no reproductiva los adultos de *S. multicolor* se mantienen en cercanías al territorio que defienden en verano (Sagario y Cueto 2014a). Es plausible que los adultos presentes en las bandadas invernales no sean los que durante la temporada estival defienden su territorio en el área sino individuos *floaters* que aprovechan las ventajas de agruparse en bandadas como ha sido observado para otras especies (e.g. Smith 1978, Brown y Long 2007).

Se observó una importante presencia del migrador *Z. capensis australis* en las bandadas en ambos ambientes. Particularmente los individuos migradores se verían beneficiados al formar parte de las bandadas, ya que por lo general poseen una menor capacidad de encontrar alimento por conocer menos el ambiente que un ave residente (Kirk y Houston 1995, Beuchamp 2006). El aumento en la eficiencia alimenticia que

brindan las bandadas sería particularmente importante también para los juveniles dispersantes, quienes poseen poca experiencia encontrando parches de alimento (Nilsson y Smith 1988). A pesar de que los juveniles de *Z. capensis* y *P. torquata* son difícilmente diferenciables de los adultos por medio de la observación con binoculares, en algunas ocasiones pudo corroborarse la presencia de éstos en las bandadas, lo que concuerda con lo especulado en el Capítulo V y lo observado para *Z. capensis* por King (1973).

La marcada diferencia en la abundancia de aves granívoras observada en algarrobales con y sin pastoreo ha sido registrada con anterioridad en el desierto del Monte central (Marone 1991, Gonnet 2001, Milesi *et al.* 2002) y se considera que esta diferencia se debe a la menor disponibilidad de alimento en las áreas pastoreadas (Pol *et al.* 2010, 2014). El pastoreo produjo además una reducción en la proporción de aves agrupadas en bandadas en las tres especies estudiadas. Estudios previos han encontrado que tanto el número de bandadas como algunos de sus componentes estructurales (tamaño, composición, cohesión) se ven afectados por cambios en la densidad de las especies líderes (Stouffer y Bierregaard 1995, Maldonado-Cohelo y Marini 2000, Tellería *et al.* 2001, Zuluaga y Rodewalt 2015). La disminución en el número de individuos del líder *Z. capensis* en los algarrobales con pastoreo podría ser la causa de la disminución en el tamaño y la composición de las bandadas en este ambiente.

Una explicación alternativa es que este patrón esté producido por un aumento en la competencia entre los individuos al disminuir el recurso alimenticio. Si los parches de alimento son de calidad insuficiente, es menos propicio asociarse a un grupo numeroso de aves ya que una vez hallado un parche el alimento puede no alcanzar a cubrir los requerimientos energéticos de todos los individuos (Elgar 1987, Ranta *et al.* 1993). Disminuir el tamaño de las bandadas podría ser una estrategia para minimizar la competencia intra e interespecífica (Giraldeau y Beauchamp 1999).

Es poco probable que el riesgo de predación sea el causante de la diferencia en el grado de agregación en bandadas por parte de las aves granívoras entre ambos ambientes. Por un lado, el riesgo de predación percibido por las aves depende en gran medida de la estructura del ambiente (Lima y Dill 1990, Wittingham y Evans 2004) y ésta es similar en los algarrobales pastoreados y no pastoreados (Capítulo III). Por otro lado, en el sitio de estudio la predación de aves passeriformes adultas durante la temporada no reproductiva es predominantemente aérea ya que reptiles prácticamente no poseen actividad durante la temporada invernal, los micromamíferos presentes no

predan sobre las aves adultas (e.g. Giannoni *et al.* 2005, Lanzone *et al.* 2012), y los mamíferos carnívoros en el Monte central rara vez lo hacen (e.g. González del Solar *et al.* 1997, Bisceglia *et al.* 2008). Durante las transectas se registraron aves potencialmente predadoras (*Falco sparverius, Spiziapteryx circumcinctus, Milvago chimango, Glaucidium nanum* y *Agriornis microptera*), y se observó que éstas se encuentran en números muy bajos y similares en los dos ambientes (si bien el diseño de muestreo no es el más adecuado para calcular su densidad).

La gran cantidad de factores que afectan a las características de las bandadas, hace que éstas puedan ser estudiadas como *sistemas* (*sensu* Bunge 2012), ya que poseen una *composición* particular (los individuos que la integran), un *entorno* que puede afectar a sus componentes (e.g. alimento disponible o densidad de predadores), una *estructura* (i.e., las relaciones entre los componentes) y un *mecanismo* (i.e. los procesos que ocurren dentro de la bandada, como la granivoría o el movimiento coordinado). En este estudio se muestra que el entorno (la disponibilidad de alimento, modificada por el pastoreo) afecta al menos un mecanismo (la granivoría) modificando la estructura (el grado de agrupamiento) de los componentes (los individuos de distintas especies de aves).

Son pocos los estudios que proponen (aún sin nombrarlo como tal) un enfoque sistémico de los agrupamientos de aves (e.g. Chieh y Hsieh 2002, Knowlton y Graham 2011, Darrah y Smith 2014) y menos los que analizan el efecto de las variaciones en el entorno sobre las bandadas (tanto sobre los componentes, estructura y/o mecanismos, e.g. Thomsom y Ferguson 2007, Knowlton y Graham 2011). Por el contrario, son comunes y se encuentran ampliamente difundidos en la bibliografía sobre esta temática los enfoques *individualistas* (estudios del comportamiento individual de los integrantes –componente- de la bandada; e.g. Hilton *et al.* 1999, Fernández-Juricic *et al.* 2004, Mónus y Barta 2008) y los enfoques *holistas* (estudios de las propiedades emergentes de la bandada que no tienen en cuenta las características de sus componentes; e.g. Beauchamp 2001, 2010, Farine *et al.* 2014). Estos enfoques tienen una menor capacidad predictiva en comparación con el sistemismo, porque desestiman las propiedades emergentes de la agrupación (el individualista) o minimizan el rol del individuo (el holista, Bunge 2012). Debido a la importancia que posee el estudio de bandadas en cuanto a lo que refiere conservación de aves (e.g. Van Houtan *et al.* 2006, Zuluaga y Rodewald 2015), son necesarios nuevos y más detallados estudios sistémicos de

bandadas, realizados a diversas escalas, que permitan entender mejor las interacciones inter e intraespecíficas y cómo éstas se relacionan con las alteraciones en el ambiente.

CAPÍTULO VII

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

I took much pleasure in watching the habits of birds, and even made notes on the subject. In my simplicity I remember wondering why every gentleman did not become an ornithologist.

C. Darwin

CAPÍTULO VII

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

El objetivo central de esta tesis fue estudiar cómo los cambios en la abundancia de alimento y en la estructura y composición de la vegetación afectan a la dinámica del uso del espacio de tres especies de aves del desierto del Monte central: *Zonotrichia capensis, Saltatricula multicolor* y *Poospiza torquata*. El trabajo no se encuentra aislado, sino que forma parte de un programa de investigación más amplio que pretende analizar los efectos recíprocos entre los pastos y sus consumidores, y las posibles consecuencias de esos efectos sobre la dinámica de estas plantas en el desierto del Monte. Es en ese marco que adquiere importancia el conocimiento del papel que cumple el recurso semillas sobre las poblaciones de sus consumidores en el Monte central. De los resultados previos de este programa se nutre fuertemente esta tesis.

Dado que estas aves poseen un uso diferencial del espacio en la temporada reproductiva y en la no reproductiva (Sagario y Cueto 2014a), la tesis trata separadamente ambas etapas. Durante la etapa reproductiva las aves granívoras reproductivas poseen una menor movilidad y tienen un comportamiento de defensa territorial (Sagario y Cueto 2014c), lo que fue evaluado a escala de hábitat (Capítulo III) y microhábitat (Capítulo IV). Durante la etapa no reproductiva se evaluaron los movimientos de los individuos juveniles (Capítulo V) y los movimientos de las bandadas que se forman en ese período (Capítulo VI). Los resultados obtenidos indican que algunos de los efectos que tienen la abundancia de alimento y la estructura de la vegetación sobre el uso del hábitat por parte de las aves granívoras son especie-específicos. Por ejemplo, a escala de hábitat, *S. multicolor* mostró diferencias en la superficie defendida frente a condiciones de pastoreo (Capítulo III), mientras que *Z. capensis* no mostró una clara respuesta. Sin embargo, a escala de microhábitat el sitio utilizado para defender los territorios no se modificó en los distintos escenarios para ninguna de las dos especies (Capítulo IV). Esto evidencia, además, que algunos factores son menos relevantes a ciertas escalas, dado que los procesos subyacentes son homogéneos a dicha escala (Wiens *et al.* 1987, Cueto 2006, Lopez de Casenave *et al.* 2007). Los aportes de esta tesis generan nuevas preguntas a responder, que son puntos

de partida interesantes para nuevos estudios. A continuación se presentan brevemente los principales resultados de cada tema tratado y las perspectivas a futuro en dicha temática en el sistema estudiado.

Efectos de la vegetación y el alimento sobre el tamaño de los territorios

En el Capítulo III se analizó la relación entre la abundancia de alimento y la estructura de la vegetación y el tamaño de los territorios defendidos por dos especies de aves granívoras abundantes en el desierto del Monte central, *Z. capensis* y *S. multicolor*. Mientras que *Z. capensis* no mostró respuesta, *S. multicolor* aumentó significativamente el tamaño de sus territorios al disminuir tanto la abundancia de alimento como el estrato arbóreo. La flexibilidad que posee *Z. capensis* en cuanto al uso de diversos recursos tanto alimenticios como estructurales le proveería la ventaja de que no sea necesario modificar el tamaño de su territorio. Se sugiere que los cambios en la abundancia de la especie, la disminución de la cobertura vegetal en el estrato inferior del bosque, y la disminución de perchas para cantar son factores que afectan el tamaño de los territorios de *S. multicolor*. Futuros estudios deben investigar la importancia relativa de estos tres factores.

-En Mendoza, el Monte posee solo un 27% de su superficie cubierta por bosques; la superficie restante está ocupada por arbustales de *Larrea* spp. (Villagra *et al.* 2010), que se encuentran en expansión, principalmente a causa de los incendios en zonas boscosas (Cesca *et al.* 2014). Además, prácticamente en la totalidad del Monte central se realiza cría de ganado (Villagra *et al.* 2010). Debido a la gran extensión que ocupan, resultaría de gran importancia evaluar la superficie de los territorios de estas aves en jarillales con pastoreo, ya que la estructura y la abundancia de alimento podrían actuar sinérgicamente.

-Si solo las aves que defienden un territorio son las que efectivamente se reproducen, el aumento de la superficie defendida por *S. multicolor* y la baja superposición de los territorios contiguos (Sagario 2011) podrían significar una menor densidad de parejas nidificantes (Newton 1998). Esto podría ocasionar que bajo condiciones de pastoreo o en jarillales la productividad de juveniles sea menor que en algarrobales sin pastoreo. Son necesarios estudios que corroboren que únicamente los

individuos que defienden un territorio se reproducen, o bien si existen individuos que, sin comportarse como *floaters*, no demarcan un territorio pero igualmente se reproducen.

-La disminución de la abundancia de alimento puede generar un aumento en el tiempo de búsqueda, lo cual implica una reducción en el tiempo invertido en otras actividades, como la defensa territorial (Pyke 1983). La menor cantidad de tiempo dedicada a la defensa territorial por parte del macho podría significar un mayor número de intrusiones de competidores que podrían mantener cópulas con la hembra (Ewald *et al.* 1980), disminuyendo así el *fitness* del macho territorial. Sería necesario evaluar el tiempo dedicado por las aves a estas actividades en ambas situaciones, y la tasa de parentesco en distintas situaciones.

Efectos de la vegetación y el alimento sobre el uso de perchas de despliegue

En el Capítulo IV se evaluó el uso de perchas al delimitar su territorio por parte de *Z. capensis* y *S. multicolor*. Se observó que independientemente de los recursos alimenticios o estructurales, las aves son poco flexibles a la hora de elegir un sitio para posarse a cantar. La marcada selección de perchas expuestas ubicadas en árboles altos, aún en ambientes donde éstos escasean, concuerda con lo esperado bajo la Hipótesis de Adaptación Acústica que postula que la selección de perchas para cantar se realiza priorizando la mejor transmisión del sonido en la situación ambiental en que se encuentra el ave.

-La selección de perchas para despliegue territorial en *Prosopis flexuosa* apoya la hipótesis (planteada en el Capítulo III) que la menor densidad de árboles en los jarillales explica el aumento del tamaño del territorio de *S. multicolor*. Sin embargo, otros factores también podrían estar actuando. Es necesario evaluar la territorialidad de esta especie en un gradiente ambiental que incluya jarillales sin árboles y evaluar si la extracción de individuos arbóreos que sufre la región podría afectar la demarcación de los territorios en estas aves.

Patrones de movimiento de individuos juveniles

En el Capítulo V se evaluaron los movimientos de los juveniles de las tres aves granívoras. Se encontró que la permanencia en cercanías del entorno filial difiere para cada especie, siendo *P. torquata* la que comienza su dispersión natal más temprano y *S. multicolor* quien más tiempo permanece cerca de los progenitores. A su vez, se pudo medir la distancia de dispersión natal para un individuo de *Z. capensis*. Una de las estrategias que utilizarían los juveniles de *Z. capensis* y *P. torquata* para disminuir los costos de abandonar el entorno familiar y dispersar sería acoplarse en bandadas.

-Debido a la importancia que posee la dispersión natal en las poblaciones de aves (Gibbs *et al.* 2010), son necesarios estudios que evalúen en detalle no solo cuándo comienzan a dispersar, hacia dónde o a qué distancia lo hacen, sino también si existen factores que afecten estos patrones (e.g. abundancia y distribución del alimento, estructura vegetal, predadores) y en qué medida lo hacen. Particularmente la abundancia de alimento puede tener un fuerte efecto en "cuándo" y "hacia dónde" dispersar (e.g. Pyke 1978, 1983). Por otra parte, el conocimiento de la supervivencia durante esta etapa es indispensable para comprender la dinámica poblacional de las especies (Sutherland *et al.* 2000).

-La menor abundancia de semillas de gramíneas en los algarrobales pastoreados explicaría la disminución en la proporción de grupos familiares de *S. multicolor* durante la temporada invernal con respecto al área sin pastoreo (Capítulo VI). La disminución en la cohesión de grupos familiares en aves con dispersión natal retrasada como consecuencia de un empobrecimiento de la calidad del ambiente ya ha sido observada previamente (Walters *et al.*1992, Kokko y Ekman 2002). Sin embargo, también podría deberse a una disminución en la tasa de natalidad o a un aumento en la tasa de mortalidad de los pichones o juveniles en este ambiente, por lo que son necesarios estudios que evalúen estos aspectos.

Características de las bandadas invernales y efectos del alimento sobre ellas

En el Capítulo VI se describió la conformación de las bandadas invernales y se analizó el efecto de la disminución de la abundancia de alimento sobre el grado de

agregación de las aves granívoras. *Zonotrichia capensis* se comportó como una especie líder de las bandadas, mientras que *P. torquata* formó (seguida en los bosques sin pastoreo por *Poospiza ornata*) "sub-bandadas" con un movimiento independiente dentro de las bandadas mixtas. *Saltatricula multicolor* también se agregó en bandadas, aunque en menor medida que las otras dos especies. Se encontró un mayor número de bandadas *per cápita* en los algarrobales pastoreados, aunque la proporción de individuos de aves granívoras que se agrupaban en bandadas fue menor en este ambiente.

-Queda por resolver si la menor proporción de aves granívoras agrupadas en bandadas en los algarrobales pastoreados responde a la disminución de la abundancia de la especie líder (*Z. capensis*), a una menor probabilidad de encuentro de individuos o a un aumento de la competencia por el recurso alimenticio. El conocimiento de los movimientos de las bandadas, los cambios en su conformación y el tiempo promedio que permanece un individuo como miembro de las mismas ayudará a comprender cómo funciona este sistema. La observación de bandadas con una conformación diferente en cercanías de los jarillales es llamativa, invitando a indagar la estructura de las agrupaciones en este ambiente.

-El efecto de los predadores sobre la estructura de las bandadas también puede ser de importancia (Beauchamp 2008), por lo que es un aspecto que debe ser evaluado a futuro. Sería interesante evaluar los movimientos de los individuos solitarios y verificar si se mantienen en ese estado o si se agrupan cuando se encuentran cerca de una bandada.

La información aportada por esta tesis trata de suplementar el conocimiento existente de la historia natural de las aves en sistemas desérticos. La gran mayoría de los estudios de uso del espacio por aves se han llevado a cabo en zonas tropicales, donde la historia natural de las especies es sustancialmente diferente. Por ejemplo, en los trópicos la territorialidad (Stutchbury y Morton 2000, Brown y Long 2006) y la cohesión de bandadas mixtas (Munn y Terborg 1979, Thiollay 1999) se mantienen a lo largo del año, a diferencia de lo que sucede en los sitios templados (e.g. Grzywobsky 1983, Gordon 2000, Brandt y Cresswell 2008). Incluso una misma especie (como es el caso de *Z. capensis*) puede tener un comportamiento diferente al observado en este estudio en sitios tropicales: defiende un territorio (y se reproduce) a lo largo del año (Miller y Miller 1968, Smith 1978) y una baja proporción de sus individuos forman parte de

bandadas (Miller y Miller 1968, Arbelaez-Cortez *et al.* 2011). El conocimiento preciso acerca del funcionamiento de un sistema particular es necesario para evitar los riesgos que supone introducir preconcepciones teóricas originadas en otros sistemas, que conllevan la generación (y propagación) de errores en el conocimiento de la historia natural.

Biól. Agustín Zarco

Dr. Víctor R. Cueto

Dr. Javier Lopez de Casenave

BIBLIOGRAFÍA

¿Investigación científica libre? El segundo adjetivo es redundante

Alisa Zinóvievna Rosenbaum (Ayn Rand)

Abraham, E. M. (2001). Uso histórico-cultural de la Reserva. En Claver, S. & Roig-Junet, S. (Eds) 2001. *El desierto del Monte: La Reserva de biósfera de Ñacuñán* IADIZA-MAB-UNESCO. Mendoza.

Adams, E. S. (2001). Approaches to the study of territory size and shape. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:277-303.

Agresti, A. (2002). *Categorical Data Analysis*. 2da ed. Series in Probability and Statistics. Wiley. New Jersey.

Alvarez, J. A., Villagra, P. E., Cony, M. A., Cesca, E., & Boninsegna, J. A. (2006). Estructura y estado de conservación de los bosques de *Prosopis flexuosa* DC (Fabaceae, subfamilia: Mimosoideae) en el noreste de Mendoza (Argentina). *Revista chilena de historia natural,* 79:75-87.

Alves, M. A. S., & Cavalcanti, R. S. (1996). Sentinel behavior, seasonality, and the structure of bird flocks in a Brazilian savanna. *Ornitologia Neotropical*, 7:43-51.

Amstrong, D. P. (1992). Correlation between nectar supply and aggression in territorial honeyeaters: causation or coincidence. *Behav Ecol Sociobiol* 30:95-102.

Anich, N. M., T. J. Benson, & Bednarz J. C. (2009). Estimating territory and home-range sizes: Do singing locations alone provide an accurate estimate of space use? *Auk* 126:626-634.

Arbeláez-Cortés, E., Rodríguez-Correa, H. A., & Restrepo-Chica, M. (2011). Mixed bird flocks: patterns of activity and species composition in a region of the Central Andes of Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82:639-651.

Arvidsson, B., Askenmo, C. & Neergaard, R. (1997). Food supply for settling male rock pipits affects territory size. *Animal Behaviour* 54:67–72.

Baglione, V., Marcos, J. M., Canestrari, D., Griesser, M., Andreotti, G., Bardini, C., & Bogliani, G. (2005). Does year-round territoriality rather than habitat saturation explain delayed natal dispersal and cooperative breeding in the carrion crow? *Journal of Animal Ecology* 74:842-851.

Baglione, V., Canestrari, D., Marcos, J. M., & Ekman, J. (2006). Experimentally increased food resources in the natal territory promote offspring philopatry and helping in cooperatively breeding carrion crows. *Proc. of the Royal Soc. of London B* 273:1529-1535.

Baker, M. C., & Mewaldt, L. R. (1978). Song dialects as barriers to dispersal in white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys nuttalli*. *Evolution* 32:712-722.

Baker, D. J., Stillman, R. A., & Bullock, J. M. (2009). The effect of habitat complexity on the functional response of a seed-eating passerine. *Ibis* 151:547-558.

Balzarini M. G., Gonzalez L., Tablada M., Casanoves F., Di Rienzo J. A., & Robledo C. W. (2008). *Infostat, Manual del Usuario*. Editorial Brujas, Córdoba.

Banks, A. J., & Martin, T. E. (2001). Host activity and the risk of nest parasitism by brown-headed cowbirds. *Behavioral Ecology* 12:31-40.

Barg, J. J., Aiama, D. M., Jones, J., & Robertson, R. J. (2006). Within-territory habitat use and microhabitat selection by male Cerulean Warblers (*Dendroica cerulea*). *Auk* 123:795-806.

Barker, F. K., Burns, K. J., Klicka, J., Lanyon, S. M., & Lovette, I. J. (2015). New insights into New World biogeography: An integrated view from the phylogeny of blackbirds, cardinals, sparrows, tanagers, warblers, and allies. *Auk* 132:333-348.

Barnett, C. A., & Briskie, J. V. (2011). Strategic regulation of body mass and singing behavior in New Zealand robins. *Ethology* 117:28-36.

Bayer, R. D. (1983). Black-legged kittiwake feeding flocks in Alaska: selfish /reciprocal altruistic flocks? *J. Field Ornithol* 54: 96-99.

Beauchamp, G. (1996). Phenotipic correlates of scrounding behavior in Zebra finches: Role of foraging efficiency and dominance. *Ethology* 112:873-878.

Beauchamp, G. (2001). Should vigilance always decrease with group size? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51:47-52.

Beauchamp G. (2005). Does group foraging promote efficient exploitation of resources? *Oikos* 111:403-407.

Beauchamp, G. (2006). Phenotypic correlates of scrounging behavior in zebra finches: role of foraging efficiency and dominance. *Ethology* 112:873-878.

Beuchamp, G. (2008). What is the magnitude of the group-size effect on vigilance? *Behavioral Ecology* 19:1361-1368.

Beauchamp, G. (2010). A comparative analysis of vigilance in birds. *Evolutionary ecology* 24:1267-1276.

Beauchamp, G. (2012). Flock size and density influence speed of scape waves in semipalmated sandpiper. *Animal Behaviour* 83:1125-1129.

Beck, M. J., & George, T. L. (2000). Song post and foraging site characteristics of breeding Varied Thrushes in northwestern California. *Condor* 102:93-103.

Bellagamba G., Bellagamba-Oliveira D & Agne C. E. (2013). Primeiro registro para o Brasil de *Saltatricula multicolor* (Passeriformes: Thraupidae). *Atualidades ornitológicas* 174:8.

Berkeley, L. I., McCarty, J. P., & Wolfenbarger, L. L. (2007). Postfledging survival and movement in Dickcissels (*Spiza americana*): implications for habitat management and conservation. *Auk* 124:396-409.

Berner, T. O., & Grubb, T. C. (1985). An experimental analysis of mixed-species flocking in birds of deciduous woodland. *Ecology* 66:1229-1236.

Bisceglia, S. B., Pereira, J. A., Teta, P., & Quintana, R. D. (2008). Food habits of Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*) in the central Monte desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* 72:1120-1126.

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

Boccacci F., González V., & Bruy, A. (2013). AniMove 1.3.3. Sitio Web: https://plugins.qgis.org/plugins/sextante_animove/

Boncoraglio, G., & Saino, N. (2007). Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. *Functional Ecology* 21:134-142.

Bonte, D., Van Dyck, H., Bullock, J. M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M & Travis, J. M. (2012). Costs of dispersal. *Biological Reviews* 87:290-312.

Both, C., & Visser, M. E. (2000). Breeding territory size affects fitness: an experimental study on competition at the individual level. *J Anim Ecol* 69:1021–1030.

Brandt, M. J., & Cresswell, W. (2008). Breeding behaviour, home range and habitat selection in Rock Fire finches *Lagonosticta sanguinodorsalis* in the wet and dry season in central Nigeria. *Ibis* 150:495-507.

Breitwisch, R., & Whitesides, G. H. (1987). Directionality of singing and non-singing behaviour of mated and unmated northern mockingbirds, *Mimus polyglottos*. *Animal behaviour* 35:331-339.

Brockmann, H. J., & Barnard, C. J. (1979). Kleptoparasitism in birds. *Animal Behaviour* 27:487-514.

Brown, J. L. (1964). The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bulletin* 6:160-169.

Brown, J. L. (1975). *The evolution of behavior*. Norton, New York.

Brown, J. L., & Orians, G. H. (1970). Spacing patterns in mobile animals. *Annual review of ecology and systematics* 1:239-262.

Brown, T. J., & Handford, P. (2003). Why birds sing at dawn: the role of consistent song transmission. *Ibis* 145:120-129.

Brown, D. R. & Long, J. A. (2006). Experimental fruit removal does not affect territory structure of wintering Hermit Thrushes. *Journal of Field Ornithology* 77:404–408.

Brown, D. R., & Long, J. A. (2007). What is a winter floater? Causes, consequences, and implications for habitat selection. *Condor* 109:548-565.

Brumm, H. (2004). The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology* 73:434-440.

Bunge, M. (2012). *Ontología II: un mundo de sistemas*. Gedisa, Barcelona.

Burns, K. J., Shultz, A. J., Title, P. O., Mason, N. A., Barker, F. K., Klicka, J., & Lovette, I. J. (2014). Phylogenetics and diversification of tanagers (Passeriformes: Thraupidae), the largest radiation of Neotropical songbirds. *Molecular phylogenetics and evolution* 75:41-77.

Buskirk, W. H. (1976). Social systems in a tropical forest avifauna. *American Naturalist* 110:293-310.

Cabrera, A. L. (1976). *Regiones Fitogeográficas Argentinas*. *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería. Tomo II*. Acme, Buenos Aires.

Cabrera, A. L., & Willink, A. (1973). *Biogeografía de América Latina*. Serie de Biología. Monografía, Washington.

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

Campos, D. P., Bander, L. A., Raksi, A., & Blumstein, D. T. (2009). Perch exposure and predation risk: a comparative study in passerines. *Acta ethologica* 12:93-98.

Carpenter, F. L. & MacMillen, R. E. (1976). Threshold model of feeding territoriality and test with a Hawaiian honeycreeper. *Science* 194:634-642.

Carro, M. E. (2012). *Dispersión natal y reproductiva de la ratona común*, *Troglodytes musculus*. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires.

Castrale, J. S. (1983). Selection of song perches by sagebrush-grassland birds. *Wilson Bulletin* 95:647-655.

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

Charnov, E., & Krebs, J. (1975). The evolution of alarm calls. *American Naturalist* 109:107-112.

Chappell, M. A., Zuk, M., Kwan, T. H., & Johnsen, T. S. (1995). Energy cost of an avian vocal display: crowing in red junglefowl. *Animal Behaviour* 49:255-257.

Chieh, C. C., & Hsieh, F. (2002). Composition and foraging behaviour of mixed-species flocks led by the Grey-cheeked Fulvetta in Fushan Experimental Forest, Taiwan. *Ibis* 144:317-330.

Chiver, I., Morton, E. S., & Stutchbury, B. J. (2007). Incubation delays territory defence by male blue-headed vireos, *Vireo solitarius*. *Animal behaviour* 73:143-148.

Cockburn, A. (2003). Cooperative breeding in oscine passerines: does sociality inhibit speciation? *Proceedings of the Royal Society of London B* 270:2207-2214.

Cody M. L. (1971). Finch flocks in the Mojave desert. *Theorical Popuation Biology* 2:142-158

Cody, M. L. (1985). *Habitat selection in birds*. Academic Press, San Diego.

Cordeiro, N. J., Borghesio, L., Joho, M. P., Monoski, T. J., Mkongewa, V. J., & Dampf, C. J. (2015). Forest fragmentation in an African biodiversity hotspot impacts mixed-species bird flocks. *Biological Conservation* 188:61-71.

Cresswell, W. (1994). Song as a pursuit-deterrent signal, and its occurrence relative to other anti-predation behaviours of skylark (*Alauda arvensis*) on attack by merlins (*Falco columbarius*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34:217-223.

Cresswell, W. (1996). Surprise as a winter hunting strategy in sparrowhawks *Accipiter nisus*, peregrines *Falco peregrinus* and merlins *F. columbarius*. *Ibis* 138:684-692.

Cueto, V. R. (2006). Escalas en Ecología: Su importancia para el estudio de la selección de hábitat en aves. *Hornero* 21:1-13.

Cueto, V. R., Marone, L., & Lopez de Casenave, J. (2001). Seed preferences by birds: effects of the design of feeding-preference experiments. *Journal of Avian Biology* 32:275-278.

Cueto, V. R., Marone, L., & Lopez de Casenave, J. (2006). Seed preferences in sparrow species of the Monte desert: implications for seed–granivore interactions. *Auk* 123:358–367.

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

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

Cueto, V. R. & Lopez de Casenave, J. (2007). Reserva de Biosfera de Ñacuñan. En Di Giacomo, A. S., De Francesco, M. V. & Coconier, E. G. (eds). 2007. *Áreas importantes para la conservación de las aves en Argentina. Sitios prioritarios para la*

conservación de la biodiversidad. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.

Darrah, A. J., & Smith, K. G. (2014). Ecological and behavioral correlates of individual flocking propensity of a tropical songbird. *Behavioral Ecology* 25:1064-1072.

Dawideit, B. A., Phillimore, A. B., Laube, I., Leisler, B., & Böhning-Gaese, K. (2009). Ecomorphological predictors of natal dispersal distances in birds. *Journal of Animal Ecology* 78:388-395.

Demaio, P., Karlin, U. O., & Medina, M. (2015). *Árboles nativos del centro de Argentina*. Tomo I, Centro y Cuyo. Ecoval. Buenos Aires.

Develey, P. F., & Peres, C. A. (2000). Resource seasonality and the structure of mixed species bird flocks in a coastal Atlantic forest of southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 16:33-53.

Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C.W. (2012). InfoStat versión 2012. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Sitio Web: http://www.infostat.com.ar

Dhont, A. A. (2012). *Interspecific competition in birds*. Oxford University Press. New York.

Dieckmann U., O'Hara, B., Weisser W. (1999). The evolutionary ecology of dispersal. *Tree* 14:88-90.

Dolby, A. S., & Grubb, T. C. (1998). Benefits to satellite members in mixed-species foraging groups: an experimental analysis. *Animal Behaviour* 56:501-509.

Dolby, A. S., & Grubb, T. C. (1999). Functional roles in mixed-species foraging flocks: a field manipulation. *Auk* 116:557-559.

Duncan, W. J., & Bednekoff, P. A. (2006). Singing in the shade: song and song posts of northern cardinals near nesting Cooper's hawks. *Canadian journal of zoology* 84:916-919.

Dunham, A. E., & Beaupre, S. J. (1998). Ecological experiments: scale, phenomenology, mechanism, and the illusion of generality. En Resetarits, W. J. & Bernardo, J. (eds) 1998. *Experimental ecology: issues and perspectives.* Oxford University Press, New York.

Dunk, J. R., & Cooper, R. J. (1994). Territory-Size Regulation in Black-Shouldered Kites. *Auk* 111:588-595.

Eason, P. K. (1992). Optimization of territory shape in heterogeneous habitats: a field study of the red-capped cardinal (*Paroaria gularis*). *Journal of Animal Ecology* 61:411-424.

Eberhardt, L. S. (1994). Oxygen consumption during singing by male Carolina wrens (*Thryothorus ludovicianus*). *Auk* 111:124-130.

Eichinger, J., & Moriarty, D. J. (1985). Movement of Mojave Desert sparrow flocks. *Wilson Bulletin* 97:511-516.

Ekman, J. (1989). Ecology of non-breeding social systems of *Parus*. *Wilson Bulletin* 101:263-288.

Ekman, J., Eggers, S., & Griesser, M. (2002). Fighting to stay: the role of sibling rivalry for delayed dispersal. *Animal Behaviour* 64:453-459.

Elgar, M. A. (1987). Food intake rate and resource availability: flocking decisions in house sparrows. *Animal Behaviour*, 35:1168-1176.

Elgar, M. A. (1989). Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews* 64:13-33.

Emlen, S. T. (1995). An evolutionary theory of the family. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 92:8092-8099.

Ewald, P. W. (1980). Energetics of resource defense: an experimental approach. *Proc. 17th Int. Ornithol Congr.* 2:1093-1099.

Ewald, P. W., Hunt Jr, G. L., & Warner, M. (1980). Territory size in Western Gulls: importance of intrusion pressure, defense investments, and vegetation structure. *Ecology* 61:80-87.

Ewert, D. N., & Askins, R. A. (1991). Flocking behavior of migratory warblers in winter in the Virgin Islands. *Condor* 93:864-868.

Farine, D. R., Aplin, L. M., Garroway, C. J., Mann, R. P., & Sheldon, B. C. (2014). Collective decision making and social interaction rules in mixed-species flocks of songbirds. *Animal behaviour* 95:173-182.

Farley, E. A., Sieving, K. E., & Contreras, T. A. (2008). Characterizing complex mixed-species bird flocks using an objective method for determining species participation. *Journal of Ornithology* 149:451-468.

Fernández-Juricic, E., Siller, S., & Kacelnik, A. (2004). Flock density, social foraging, and scanning: an experiment with starlings. *Behavioral ecology* 15:371-379.

Formica, V. A., Gonser, R. A., Ramsay, S., & Tuttle, M. E. (2004). Spatial dynamics of alternative reproductive strategies: the role of neighbors. *Ecology* 85:1125-1136

Forsman, J. T., Mönkkönen, M., Inkeröinen, J., & Reunanen, P. (1998). Aggregate dispersion of birds after encountering a predator: experimental evidence. *Journal of Avian Biology* 29:44-48.

Forstmeier, W., & Weiss, I. (2004). Adaptive plasticity in nest‐site selection in response to changing predation risk. *Oikos* 104:487-499.

Foster, W. A. & Treherne, J. E. (1981). Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature* 293:466–467.

Fryxell, J., Hazell, M., Borger, L., Dalziel, B. D., Haydon, D. T., Morales, J. M., McIntosh, T. & Rosatte, R. C. (2008). Multiple movement modes by large herbivores at multiple spatiotemporal scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105:19114–19119.

Galliard, J. F., Gundersen, G., Andreassen, H. P., & Stenseth, N. C. (2006). Natal dispersal, interactions among siblings and intrasexual competition. *Behavioral Ecology* 17:733-740.

Gaunt, A. S., Bucher, T. L., Gaunt, S. L., & Baptista, L. F. (1996). Is singing costly? *Auk* 113:718-721.

Gibbs, M., Saastamoinen, M., Coulon, A., & Stevens, V. M. (2010). Organisms on the move: ecology and evolution of dispersal. *Biology letters* 6:146-148.

Giannoni, S. M., Borghi, C. E., Dacar, M., & Campos, C. M. (2005). Main food categories in diets of sigmodontine rodents in the Monte (Argentina). *Mastozoología neotropical* 12:181-187.

Gil, D., & Gahr, M. (2002). The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology & Evolution* 17:133-141.

Gill, S. A., & Stutchbury, B. J. (2010). Delayed dispersal and territory acquisition in Neotropical buff-breasted wrens (*Thryothorus leucotis*). *Auk* 127:372-378.

Giraldeau, L. A., & Beauchamp, G. (1999). Food exploitation: searching for the optimal joining policy. *Trends in Ecology & Evolution* 14:102-106.

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

González del Solar, R., Puig, S., Videla, F., & Roig, V. (1997). Diet composition of the South American grey fox, *Pseudalopex griseus* Gray, 1837 in northeastern Mendoza, Argentina. *Mammalia* 61:617-621.

Goodale, E., & Beauchamp, G. (2010). The relationship between leadership and gregariousness in mixed-species bird flocks. *Journal of Avian Biology* 41:99-103.

Gordon, C. E. (2000). Movement patterns of wintering grassland sparrows in Arizona. *Auk* 117:748-759.

Götmark, F., & Post, P. (1996). Prey selection by sparrowhawks, *Accipiter nisus*: relative predation risk for breeding passerine birds in relation to their size, ecology and behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 351:1559-1577.

Gras, R., & Saint-Jean, L. (1982). Comments about Ivlev's electivity index. *Rev. hydrobiology Tropical* 15:33–37.

Greenwood, P. J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal behaviour* 28:1140-1162.

Greenwood, P. J., & Harvey, P. H. (1982). The natal and breeding dispersal of birds. *Annual review of ecology and systematics* 13:1-21.

Griesser, M., Nystrand, M., & Ekman, J. (2006). Reduced mortality selects for family cohesion in a social species. *Proceedings of the Royal Society of London B* 273:1881-1886.

Grzybowski, J. A. (1983). Patterns of space use in grassland bird communities during winter. *Wilson Bulletin* 95:591-602.

Guo, Q., Rundel, P. W., & Goodall, D. W. (1998). Horizontal and vertical distribution of desert seed banks: patterns, causes, and implications. *Journal of Arid Environments* 38:465-478.

Guevara, J. C., Estevez, O. R., Stasi, C. R., & Monge, A. S. (1996). Botanical composition of the seasonal diet of cattle in the rangelands of the Monte Desert of Mendoza, Argentina. *Journal of Arid Environments* 32: 387-394.

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

Hamilton, W. D. 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* 31: 295–311.

Hamilton, W. D., May, R. M. (1977). Dispersal in stable habitats. *Nature* 269:578-581.

Hilton, G. M., Cresswell, W., & Ruxton, G. D. (1999). Intraflock variation in the speed of escape-flight response on attack by an avian predator. *Behavioral Ecology*, 10:391-395.

Hino, T. (1998). Mutualistic and commensal organization of avian mixed-species foraging flocks in a forest of western Madagascar. *Journal of Avian Biology* 29:17-24.

Hixon, M. A. (1980). Food production and competitor density as the determinants of feeding territory size. *American Naturalist* 115:510-530.

Holmberg, E. L. (1898). La flora de la República Argentina. *Segundo Censo de la República Argentina* 1:385–474.

Holyoak, M., Casagrandi, R., Nathan, R., Revilla, E., & Spiegel, O. (2008). Trends and missing parts in the study of movement ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:19060-19065.

Hunter, M. L. (1980). Microhabitat selection for singing and other behaviour in great tits, *Parus major*: some visual and acoustical considerations. *Animal Behaviour* 28:468-475.

Hutto, R. L. (1985). Habitat Selection by Nonbreeding, Migratory Land. En Cody (ed) 1985 *Habitat selection in birds*, Academic Press, San Diego.

Hutto, R. L. (1988). Foraging behaviour patterns suggest a possible cost associated with participation in mixed-species birds flocks. *Oikos* 51:79-83

Hutto, R. L. (1994). The composition and social organization of mixed-species flocks in a tropical deciduous forest in western Mexico. *Condor* 105-118.

Huxley, J. S. (1934). A natural experiment on the territorial instinct. *British Birds* 27:270–277.

Inman, A. J. & Krebs, J. (1987). Predation and group living. *Trends in Ecology & Evolution* 2:31–32.

Ippi, S., & Trejo, A. (2003). Dinámica y estructura de bandadas mixtas de aves en un bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*) del Noroeste de la Patagonia argentina. *Ornitologıa Neotropical* 14:353-362.

Ivlev, V . S. (1961). *Experimental Feeding Ecology of Fishes*. Yale University Press. New Haven.

James, F. C., & McCulloch, C. E. (1985). Data analysis and the design of experiments in ornithology. *Current ornithology* 2:1-63.

Jaksic, F., & Marone, L., (2007). *Ecología de comunidades* (2 Ed). Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.

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

Jullien, M., & Clobert, J. (2000). The survival value of flocking in Neotropical birds: Reality or fiction? *Ecology* 81:3416-3430.

Kenward, R. E. (2001). *A manual for wildlife radio tagging*. Academic, London.

Khoury, F. & Boulad, N. (2010). Territory size of the Mourning Wheatear *Oenanthe lugens* along an aridity gradient. *Journal of Arid Environments* 74:1413-1417.

Kie, J. G., Matthiopoulos, J., Fieberg, J., Powell, R. A., Cagnacci, F., Mitchell, M. S., Gaillard, J. M. & Moorcroft, P. R. (2010). The home-range concept: are traditional estimators still relevant with modern telemetry technology? *Proceedings of the Royal Society of London B* 365:2221–2231.

King, J. R. (1973). The annual cycle of the Rufous‐collared sparrow (*Zonotrichia capensis*) in three biotopes in north‐western Argentina. *Journal of Zoology* 170:163-188.

Kirk, D. A. & Houston, D. C. (1995). Social dominance in migrant and resident turkey vultures at carcasses - evidence for a despotic distribution. *Behav. Ecol. Sociobiol*. 36:323-332.

Knowlton, J. L., & Graham, C. H. (2011). Species interactions are disrupted by habitat degradation in the highly threatened Tumbesian region of Ecuador. *Ecological Applications* 21:2974-2986.

Koivula, K., Orell, M., & Rytkönen, S. (1996). Winter survival and breeding success of dominant and subordinate willow tits *Parus montanus*. *Ibis* 138:624-629.

Kokko, H., & Ekman, J. (2002). Delayed dispersal as a route to breeding: territorial inheritance, safe havens, and ecological constraints. *The American Naturalist* 160:468-484.

Krams, I. (2001a). Communication in crested tits and the risk of predation. *Animal Behaviour* 61:1065-1068.

Krams, I. (2001b). Perch selection by singing chaffinches: a better view of surroundings and the risk of predation. *Behavioral Ecology* 12:295-300.

Krebs, J. R. (1973). Social learning and the significance of mixed-species flocks of chickadees (*Parus* spp.). *Canadian Journal of Zoology* 51:1275-1288

Kroodsma, D. (2005). *The Singing Life of Birds: The Art and Science of Listening to Birdsong*. Houghton Mifflin Harcourt, New York.

Labraga, J. C., & Villalba, R. (2009). Climate in the Monte Desert: past trends, present conditions, and future projections. *Journal of Arid Environments* 73:154-163.

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

Lanzone, C., Chillo, V., Rodríguez, D., Dacar, M. A., & Campos, C. M. (2012). Dry season diet composition of *Eligmodontia moreni* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) in a hyper-arid region of the Monte desert (Mendoza, Argentina) *Multequina* 21:25-30.

Latta, S. C., & Wunderle, J. M. (1996). The composition and foraging ecology of mixed-species flocks in pine forests of Hispaniola. *Condor* 98:595-607.

Lee, T. M., Soh, M. C., Sodhi, N., Koh, L. P., & Lim, S. L. H. (2005). Effects of habitat disturbance on mixed species bird flocks in a tropical sub-montane rainforest. *Biological Conservation* 122:193-204.

Lima, S. L. (2009). Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological reviews* 84:485-513.

Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68:619-640.

Llambías, P. E. (2012). How do Southern House Wrens *Troglodytes aedon* musculus achieve polygyny? An experimental approach. *Journal of Ornithology* 153:571-578

Lopez-Calleja, M. V. (1995). Dieta de *Zonotrichia capensis* (Emberizidae) y *Diuca diuca* (Fringillidae): efecto de la variación estacional de los recursos tróficos y la riqueza de aves granívoras en Chile Central. *Revista Chilena de Historia Natural* 68:321-331.

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.

Lopez de Casenave, J., Marone, L., Jaksic, F., & Camus, P. (2007). Escalas. En: Jaksic, F., & Marone, L., (2007). *Ecología de comunidades* (2 Ed). Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.

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

Lorentz, D. P. G. (1876). *Cuadro de la vegetación de la República Argentina.* Peuser, Buenos Aires.

Maher, C. R., & Lott, D. F. (1992). Bronzy sunbirds *Nectarinia kilimensis* relax territoriality in response to internal changes. *Ornis Scandinavia* 22:303–307.

Maher, C. R., & Lott, D. F. (1995). Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Animal behaviour* 49:1581-1597.

Maher, C.R., & Lott, D.F. (2000). A review of ecological determinants of territoriality within vertebrate species. *The American Midland Naturalist* 143:1-29.

Mahner, M., & Bunge M. (1997). *Foundations of Biophilosophy*. Springer, Berlín.

Maldonado-Coelho, M., & Marini, M. Â. (2000). Effects of forest fragment size and successional stage on mixed-species bird flocks in southeastern Brazil. *Condor* 102:585-594.

Maldonado-Coelho, M., & Marini, M. Â. (2004). Mixed-species bird flocks from Brazilian Atlantic forest: the effects of forest fragmentation and seasonality on their size, richness and stability. *Biological Conservation* 116:19-26.

Maniscalco, J. M., Ostrand, W. D., Suryan, R. M., & Irons, D. B. (2001). Passive interference competition by glaucous-winged gulls on black-legged kittiwakes: a cost of feeding in flocks. *Condor* 103:616-619.

Marascuilo, L., & McSweeney, M. (1977). *Nonparametric and Distribution-Free Methods for the Social Sciences*. Wadsworth Publishing Company, Inc. U.S.A.

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

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

Marone, L. (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. & Bunge, M. (1998). La explicación en ecología. *Boletín de la Asociación Argentina de Ecología* 7:35-37.

Marone, L., & Gonzáles Del Solar, R. G. (2000). Homenaje a Mario Bunge, o por qué las preguntas en Ecología deberían comenzar con por qué. En: Bunge, M. A., Denegri, G. M., & Martâinez, G. E. (Eds.) 2000. *Tópicos Actuales En Filosofía de la Ciencia Homenaje a Mario Bunge En Su 80. Aniversario*. Ed. Martín, Mar del Plata.

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

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

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

Marone, L., Camín, S. R., & Cueto, V. R. (2015). Context-dependent foraging by seed-eating birds does not necessarily mean low ecological predictability *Canadian Journal of. Zoology* 93: 353–359.

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

Martin, T. E. (1995). Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological monographs* 65:101-127.

Martin, T. E. (1996). Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *Journal of Avian Biology* 27:263-272.

Martin, T. E. (2004). Avian life-history evolution has an eminent past: does it have a bright future? *Auk* 121:289-301.

Martínez, A. E., & Gomez, J. P. (2013). Are mixed-species bird flocks stable through two decades? *The American Naturalist*, 181:E53-E59.

Mathevon, N., Aubin, T., & Dabelsteen, T. (1996). Song degradation during propagation: importance of song post for the wren *Troglodytes troglodytes*. *Ethology*, 102:397-412.

Matthysen, E. (2002). Boundary effects on dispersal between habitat patches by forest birds (*Parus major, P. caeruleus*). *Landscape Ecology* 17:509-515.

Matthysen, E., Van Overveld, T., Van de Casteele, T., & Adriaensen, F. (2010). Family movements before independence influence natal dispersal in a territorial songbird. *Oecologia* 162:591-597.

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

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

Mezquida, E. T. & Marone, L. (2001). Factors affecting nesting success of a bird assembly in the central Monte Desert, Argentina. *Journal of Avian Biology* 32:287-296.

Mezquida, E. T., & Marone, L. (2003). Comparison of the reproductive biology of two *Poospiza* warbling-finches of Argentina in wet and dry years. *Ardea* 91:251-262.

Milesi, F. A., Marone, L., Lopez de Casenave, J., Cueto, V.R., & Mezquida, E. T. (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.

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

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

Miller, A. H., & Miller, V. D. (1968). The behavioral ecology and breeding biology of the Andean sparrow, *Zonotrichia capensis*. *Caldasia* 10:83-154.

Misenhelter, M. D., & Rotenberry, J. T. (2000). Choices and consequences of habitat occupancy and nest site selection in Sage Sparrows. *Ecology* 81:2892-2901.

Møller, A. P. (1990). Changes in the size of avian breeding territories in relation to the nesting cycle. *Animal Behavior* 40:1070–1079.

Møller, A. P., Nielsen, J. T., & Garamszegi, L. Z. (2006). Song post exposure, song features, and predation risk. *Behavioral Ecology* 17:155-163.

Mónus, F., & Barta, Z. (2008). The Effect of Within-Flock Spatial Position on the Use of Social Foraging Tactics in Free-Living Tree Sparrows. *Ethology* 114:215-222.

Morello, J. (1958). La provincia fitogeográfica del Monte. *Opera Lillioana* 2:1-155.

Morin, P. J. (1998). Realism, precision, and generality in experimental ecology. En Resetarits WJ y Bernardo J (eds) 1998 *Experimental ecology: issues and perspectives.* Oxford University Press, Oxford.

Morrison, M. L., With, K. A., Timossi, I. C., & Milne, K. A. (1987). Composition and temporal variation of flocks in the Sierra Nevada. *Condor* 89:739-745.

Morrison, J. L., & Wood, P. B. (2009). Broadening our approaches to studying dispersal in raptors. *Journal of Raptor Research* 43:81-89.

Morrone, J. J. (2006). Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51:467-494.

Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782:1-110.

Morrone, J. J. (2015). Biogeographical regionalisation of the Andean region. *Zootaxa*, 3936:207-236.

Morse, D. H. (1976). Variables affecting the density and territory size of breeding spruce-woods warblers. *Ecology*, 57:290-301.

Morton, E. S. (1975). Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist* 119:17-34.

Morton, M. L., Wakamatsu, M. W., Pereyra, M. E., & Morton, G. A. (1991). Postfledging dispersal, habitat imprinting, and philopatry in a montane, migratory sparrow. *Ornis Scandinavica* 22:98-106.

Morton, M. L. (1992). Effects of sex and birth date on premigration biology, migration schedules, return rates and natal dispersal in the mountain white-crowned sparrow. *Condor* 94:117-133.

Moynihan, M. (1962). The organization and probable evolution of some mixed species flocks of neotropical birds *Smithsonian Miscellaneous collection* 143: 1-152.

Moynihan, M. (1979). Geographic variation in social behavior and in adaptations to competition among Andean birds. *Pubication of the. Nuttall Ornithological Club* No. 18.

Munn, C. A., & Terborgh, J. W. (1979). Multi-species territoriality in Neotropical foraging flocks. *Condor* 81:338-347.

Myers, J. P., Conners, P. G., & Pitelka, F. A. (1979). Territory size in wintering Sanderlings: the effect of prey abundance and intruder density. *Auk* 96:551-561.

Naef-Daenzer, B., Früh, D., Stalder, M., Wetli, P., & Weise, E. (2005). Miniaturization (0.2 g) and evaluation of attachment techniques of telemetry transmitters. *Journal of Experimental Biology* 208:4063-4068.

Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., & Smouse, P. E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:19052-19059.

Neill, S. R. J., & Cullen, J. M. (1974). Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *Journal of Zoology* 172:549-569.

Newton, I. (1992). Experiments on the limitation of bird numbers by territorial behaviour. *Biological Reviews* 67:129- 173.

Newton, I. (1998). *Population limitation in birds*. Academic Press. California.

Nilsson, J. A., & Smith, H. G. (1988). Effects of dispersal date on winter flock establishment and social dominance in marsh tits *Parus palustris*. *The Journal of Animal Ecology* 57:917-928.

Norment, C. J. (1994). Breeding site fidelity in Harris' Sparrows, *Zonotrichia querula*, in the Northwest Territories. *Canadian Field Naturalist* 108:234-236.

Nyström, K. K. (1991). On sex-specific foraging behaviour in the Willow Warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Canadian Journal of Zoology* 69:462-470.

Oberweger, K., & Goller, F. (2001). The metabolic cost of birdsong production. *Journal of Experimental Biology* 204:3379-3388.

Olmedo, G. M. (2013). Estudio de la dieta de aves granívoras en zonas perturbadas por el efecto de la ganadería. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de San Juan. San Juan.

Orians, G. H., & Wittenberger, J. F. (1991). Spatial and temporal scales in habitat selection. *American Naturalist* 137:S29-S49.

Otter, K., Ramsay, S. M., & Ratcliffe, L. (1999). Enhanced reproductive success of female black-capped chickadees mated to high-ranking males. *Auk* 116:345-354.

Pacer Computing. (2005). Locate 3.34. Sitio Web: http://www.locateiii.com/

Padgham, M. (2004). Reverberation and frequency attenuation in forests-implications for acoustic communication in animals. *The Journal of the Acoustical Society of America* 115:402-410.

Paradis, E., Baillie, S. R., Sutherland, W. J., & Gregory, R. D. (1998). Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology* 67:518-536.

Pärn, H., Ringsby, T. H., Jensen, H., & Sæther, B. E. (2012). Spatial heterogeneity in the effects of climate and density-dependence on dispersal in a house sparrow metapopulation. *Proceedings of the Royal Society of London B* 279:144-152.

Parsons, J., & Baptista, L. F. (1980). Crown color and dominance in the white-crowned sparrow. *Auk* 97:807-815.

Penteriani, V., & Delgado, M. M. (2009). Thoughts on natal dispersal. *Journal of Raptor Research* 43:90-98.

Peralta, I. E. & Rossi, B. E. (1997). Guía para el reconocimiento de especies del banco de semillas de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán (Mendoza, Argentina). *Boletín de Extensión Científica* 3:1-24.

Perosa, M., Rojas, F., Villagra, P., Tognelli, M. F., Carrara, R., & Alvarez, J. A. (2014). Distribución potencial de los bosques de *Prosopis flexuosa* en la Provincia Biogeográfica del Monte (Argentina). *Ecología austral* 24:238-248.

Perkins, D. W., & Vickery, P. D. (2001). Annual survival of an endangered passerine, the Florida Grasshopper Sparrow. *The Wilson Bulletin* 113:211-216.

Perrin, N., & Mazalov, V. (2000). Local competition, inbreeding, and the evolution of sex-biased dispersal. *The American Naturalist* 155:116-127.

Petit, K. E., Petit, D. R., & Petit, L. J. (1988). On measuring vegetation characteristics in bird territories: nest sites vs. perch sites and the effect of plot size. *American Midland Naturalist* 119:209-215.

Petrinovich, L., & Patterson, T. L. (1982). The white-crowned sparrow: stability, recruitment, and population structure in the Nuttall subspecies (1975-1980). *Auk* 99:1-14.

Piper, W. H. (1995). Social dominance in young white-throated sparrows: effects of early social experience and the unstable period. *Auk* 112:878-889.

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

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

Pons, P., Bas, J. M., Prodon, R., Roura-Pascual, N., & Clavero, M. (2008) Territory characteristics and coexistence with heterospecifics in the Dartford warbler *Sylvia undata* across a habitat gradient. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62:1217–1228.

Poulsen, B. O. (1996). Relationships between frequency of mixed‐species flocks, weather and insect activity in a montane cloud forest in Ecuador. *Ibis* 138:466-470.

Powell, G. V. (1985). Sociobiology and adaptive significance of interspecific foraging flocks in the Neotropics. *Ornithological Monographs* 36:713-732.

Powell, R. A. (2000). Animal home ranges and territories and home range stimators. En: *Research technologies in animal ecology—controversies and consequences* (eds L. Boitani & T. K. Fuller). Columbia University Press. New York.

Pulliam, H. R. (1973). On the advantages of floking. *Journal of Tehorical Biology* 38:419-422.

Price, M. V., & Joyner, J. W. (1997). What resources are available to desert granivores: seed rain or soil seed bank? *Ecology* 78:764–773.

Pyke, G. H. (1978). Are animals efficient harvesters? *Animal Behaviour* 26:241-250.

Pyke, G. H. (1983). Animal movements: an optimal foraging approach. En: I. R. Swingland & P. J. Greenwood (Eds.) 1983. *The Ecology of Animal Movement*. Clarendon Press, Oxford.

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

Quantum GIS Development Team. (2012). QGIS 1.8.0 Lisboa. Sitio Web: http://www.qgis.org/es/site/

Radesäter, T., Jakobsson, S., Andbjer, N., Bylin, A., & Nyström, K. (1987). Song rate and pair formation in the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Animal Behaviour* 35:1645-1651.

Ralph C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., Desante, D. F. & Mila, B. (1996). *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. General Technical Report, CA: Pacific Southwest Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Albany.

Ranta, E., Rita, H., & Lindstrom, K. (1993). Competition versus cooperation: success of individuals foraging alone and in groups. *American Naturalist* 142:42-58.

Rappole, J. H., & Tipton, A. R. (1991). New harness design for attachment of radio transmitters to small passerines. *Journal of Field Ornithology* 62:335-337.

Reichman, O. J. (1984). Spatial and temporal variation of seed distributions in Sonoran Desert soils. *Journal of Biogeography* 11:1-11.

Repasky, R. R., & Schluter, D. (1994). Habitat distributions of wintering sparrows along an elevational gradient: tests of the food, predation and microhabitat structure hypotheses. *Journal of Animal Ecology* 62:569-582.

Ribichich, A. M. (2002). El modelo clásico de la fitogeografía de Argentina: un análisis crítico. *Interciencia* 27:669-675.

Ridgely, R. S., & Tudor, G. (1989). *Birds of South America Volume I, The Oscine Passerines: Jays, Swallows, Wrens, Thrushes and Allies, Vireos, Wood-warblers, Tanagers, Icterids and Finches*. University of Texas, Austin.

Ríos, J. M., & Mangione, A. M. (2010). Respuesta disuasiva del granívoro *Zonotrichia capensis* (Passerine: Emberizidae) frente a fenoles comunes en las semillas. *Ecología Austral* 20:215–221.

Ríos, J. M., Mangione, A. M., & Marone, L. (2012a). Effects of nutritional and anti-nutritional properties of seeds on the feeding ecology of seedeating birds of the Monte desert, Argentina. *Condor* 114:44–55.

Ríos, J. M., Mangione, A. M., & Marone, L. (2012b). Tolerance to dietary phenols and diet breadth in three seed-eating birds: implications to graminivory. *Journal of Experimental Zoology Part A* 317: 425–433.

Ríos, J. M., Barceló, G. F., Narváez, C., Maldonado, K., & Sabat, P. (2014). Feeding and digestive responses to fatty acid intake in two South American passerines with different food habits. *Journal of Comparative Physiology B* 184:729-739.

Robichaud, I., & Villard, M. A. (1999). Do Black-throated Green Warblers prefer conifers? Meso-and microhabitat use in a mixedwood forest. *Condor* 101:262-271.

Robinson, S. K. & Terborgh, J. (1995). Interspecific Aggression and Habitat Selection by Amazonian Birds. *Journal of Animal Ecology* 64: 1-11

Roig, V. G. (1971). *Aportes al inventario de los Recursos Naturales Renovables de la provincia de Mendoza: La Reserva Forestal de Ñacuñán*. IADIZA, Mendoza.

Roig, F. A., Berra, A., Loyarte, M. G., Carretero, E. M., & Wuilloud, C. (1992). La Travesía de Guanacache, tierra forestal. *Multequina* 1:83-91.

Roig, F.A., Roig-Juñent, S. & Corvalán, V. (2009). Biogeography of the Monte desert. *Journal of Arid Environments* 73:164– 172.

Rojas, F., Prieto, M. D. R., Álvarez, J., & Cesca, E. (2009). Procesos socioeconómicos y territoriales en el uso de los recursos forestales en Mendoza desde fines de siglo XIX hasta mediados del XX. *Revista Proyección* 7:1-33.

Ronce, O. (2007). How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38:231-253.

Rossell, C. R. (2001). Song perch characteristics of Golden-winged Warblers in a mountain wetland. *The Wilson Bulletin* 113:246-248.

Rossi, B. E. (2004). *Flora y vegetación de la Reserva de Biosfera de Ñacuñán después de 25 años de clausura. Heterogeneidad espacial a distintas escalas.* Tesis doctoral. Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza.

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

Russell, E. M. (2000). Avian life histories: Is extended parental care the southern secret? *Emu* 100:377-399.

Russell, A. F. (2001). Dispersal costs set the scene for helping in an atypical avian cooperative breeder. *Proceedings of the Royal Society of London B:*268:95-99.

Russell, E. M., Yom-Tov, Y., & Geffen, E. (2004). Extended parental care and delayed dispersal: northern, tropical, and southern passerines compared. *Behavioral Ecology* 15:831-838.

Saab, V. (1999). Importance of spatial scale to habitat use by breeding birds in riparian forests: a hierarchical analysis. *Ecological applications* 9:135-151.

Sabat, P., Novoa, F., Bozinovic, F., & Martínez del Rio, C. (1998). Dietary flexibility and intestinal plasticity in birds: a field and laboratory study. *Physiological and Biochemical Zoology* 71:226-236.

Saether, B. E., Ringsby, T. H., Bakke, Ø., & Solberg, E. J. (1999). Spatial and temporal variation in demography of a House Sparrow metapopulation. *Journal of Animal Ecology* 68:628-637.

Sagario, M. C. (2011). *Limitación poblacional de las aves granívoras en la porción central del desierto del Monte*. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires.

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

Sagario, M. C. & Cueto, V. R. (2014a). Seasonal space use and territory size of resident sparrows in the central Monte Desert. *Ardeola* 61:153–159.

Sagario M. C. & Cueto, V. R (2014b). Breeding territory stability of resident sparrows in the central Monte desert, Argentina. *Ornitología Neotropical* 25:113–118.

Sagario, M. C. & Cueto, V. R (2014c). Evaluación del comportamiento territorial de cuatro especies de aves granívoras en el monte central. *Hornero* 29:81–92.

Sánchez, R., Blendinger, P. G., Wagner, E. M., & Martín, E. (2013). Hierarchical habitat selection and reproductive success of the Ringed Warbling-Finch in Chaco woodlands. *Condor* 115:893-901.

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

Sasvári, L. (1992). Great tits benefit from feeding in mixed-species flocks: a field experiment. *Animal behaviour* 43:289-296.

Satischandra, S. H. K., Kudavidanage, E. P., Kotagama, S. W., & Goodale, E. B. E. N. (2007). The benefits of joining mixed-species flocks for greater racket-tailed drongos Dicrurus paradiseus. *Forktail*, *23*:145.

Schoener, T. W. (1983). Simple Models of Optimal Feeding-Territory Size: A Reconciliation. *The American Naturalist* 121:608-629.

Shipley, A. A., Murphy, M. T., & Elzinga, A. H. (2013). Residential edges as ecological traps: postfledging survival of a ground-nesting passerine in a forested urban park. *Auk* 130:501-511.

Slagsvold, T., Eriksen, A., Ayala, R. M. D., Husek, J., & Wiebe, K. L. (2013). Postfledging movements in birds: do tit families track environmental phenology? *Auk* 130:36-45.

Small, D. M., Blank, P. J., & Lohr, B. (2015). Habitat use and movement patterns by dependent and independent juvenile Grasshopper Sparrows during the post‐fledging period. *Journal of Field Ornithology* 86:17-26.

Smith, S. M. (1978). The "underworld" in a territorial sparrow: adaptive strategy for floaters. *American Naturalist* 112:571-582.

Smith, T. M., & Shugart, H. H., (1987). Territory size variation in the ovenbird: the role of habitat structure. *Ecology* 68:695-704.

Sosa, H., Martín, S., & Zarco, A. (2011). Nuevos registros de cardenal amarillo (*Gubernatrix cristata*) en la provincia de Mendoza, Argentina. *BioScriba* 4:21-25.

Spear, L. B., Pyle, P., & Nur, N. (1998). Natal dispersal in the western gull: proximal factors and fitness consequences. *Journal of Animal Ecology* 67:165-179.

Sridhar, H., & Sankar, K. (2008). Effects of habitat degradation on mixed-species bird flocks in Indian rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 24:135-147.

Sridhar, H., Beauchamp, G., & Shanker, K. (2009). Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. *Animal Behaviour* 78:337-347.

Sridhar, H., Srinivasan, U., Askins, R. A., Canales-Delgadillo, J. C., Chen, C. C., Ewert, D. N. & Hobson, K. A. (2012). Positive relationships between association strength and phenotypic similarity characterize the assembly of mixed-species bird flocks worldwide. *The American Naturalist* 180*:*777-790.

Stenger, J. (1958). Food habits and available food of ovenbirds in relation to territory size. *Auk* 75:335-46

Stenger, J., & Falls, J. B. (1959). The utilized territory of the Ovenbird. *Wilson Bulletin* 71:125-140.

Stouffer, P. C., & Bierregaard, R. O. (1995). Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76:2429-2445.

Stutchbury, B. J. & Morton, E. S. (1995). The effect of breeding synchrony on extra-pair mating systems in songbirds. *Behaviour* 132:675–690

Stutchbury, B. J. & Morton, E. S. (2000). *Behavioral Ecology of Tropical birds*. Academic Press, San Diego.

Suhonen, J. (1993). Risk of predation and foraging sites of individuals in mixed-species tit flocks. *Animal Behaviour* 45:1193-1198.

Sullivan, K. A. (1984). The advantages of social foraging in Downy Woodpeckers. *Animal Behaviour* 32:26-22.

Sutherland, G. D., Harestad, A. S., Price, K., & Lertzman, K. P. (2000). Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals. *Conservation Ecology* 4:16.

Swingland I. R., & Greenwood, P. J. (1984). *The Ecology of Animal Movement.* Clarendon, Oxford.

Székely, T., Szep, T., & Juhasz, T. (1989). Mixed species flocking of tits (Parus spp.): a field experiment. *Oecologia*, 78:490-495.

Tellería, J. L., Virgós, E., Carbonell, R., Pérez-Tris, J., & Santos, T. (2001). Behavioural responses to changing landscapes: flock structure and anti-predator strategies of tits wintering in fragmented forests. *Oikos* 95:253-264.

Temeles, E. J. (1987). The relative importance of prey availabity and intruder pressure in feeding territory size regulation by harriers *Circus cyaneus*. *Oecologia* 74:286-297.

Templeton, C. N., Reed, V. A., Campbell, S. E., & Beecher, M. D. (2011). Spatial movements and social networks in juvenile male song sparrows. *Behavioral Ecology* 167:1-12.

Terborgh, J., Robinson, S. K., Parker III, T. A., Munn, C. A. & Pierpont, N. (1990). Structure and Organization of an Amazonian Forest Bird Community. *Ecological Monographs* 60:213-238.

Thiollay, J. M. (1999). Frequency of mixed species flocking in tropical forest birds and correlates of predation risk: an intertropical comparison. *Journal of Avian Biology* 30:282-294.

Thiollay, J., & Jullien, M. (1998). Flocking behaviour of foraging birds in a neotropical rain forest and the antipredator defence hypothesis. *Ibis* 140:382-394.

Thomas, R. J. (2002). The costs of singing in nightingales. *Animal Behaviour* 63:959-966.

Thompson, D. B., Brown, J. H., & Spencer, W. D. (1991). Indirect facilitation of granivorous birds by desert rodents: experimental evidence from foraging patterns. *Ecology* 72:852-863.

Thomson, R. L., & Ferguson, J. W. H. (2007). Composition and foraging behaviour of mixed-species flocks in two adjacent African woodland habitats: a spatial and temporal perspective. *Ostrich Journal of African Ornithology* 78:65-73.

Torres, E. (2001). Hidrología o recursos hídricos superficiales y subterráneos. En: Claver, S. & Roig-Junent, S. (Eds.) 2001. *El desierto del Monte: La Reserva de Biósfera de Nacuñán*. IADIZA, Mendoza.

Tubaro, P. L., & Lijtmaer, D. A. (2006). Environmental correlates of song structure in forest grosbeaks and saltators. *Condor* 108:120-129.

Tubelis, D. P. (2007). Mixed-species flocks of birds in the Cerrado, South America: a review. *Ornitologia Neotropical* 18:75-97.

Valdés, D. Y. (2015). *¿Varía la dieta de las aves granívoras en áreas pastoreadas en el desierto del Monte central?* Tesis de Licenciatura, Universidad de Mendoza. Mendoza.

Van Houtan, K. S., Pimm, S. L., Bierregaard Jr, R. O., Lovejoy, T. E., & Stouffer, P. C. (2006). Local extinctions in flocking birds in Amazonian forest fragments. *Evolutionary Ecology Research* 8:129-148.

Van Noordwijk, A. J. (1984). Problems in the analysis of dispersal and a critique on itsheritability'in the great tit. *The Journal of Animal Ecology* 53:533-544.

Villagra, P. E., & Villalba, R. (2001). Estructura poblacional del algarrobal de la Reserva de Ñacuñán En: Claver, S. & Roig-Junent, S. (Eds.) 2001. *El desierto del Monte: La Reserva de Biósfera de Nacuñán*. IADIZA, Mendoza.

Villagra, P. E., Villalba, R., & Boninsegna, J. A. (2005a). Structure and growth rate of *Prosopis flexuosa* woodlands in two contrasting environments of the central Monte desert. *Journal of Arid Environments* 60:187-199.

Villagra, P. E., Boninsegna, J. A., Alvarez, J. A., Cony, M., Cesca, E., & Villalba, R. (2005b). Dendroecology of *Prosopis flexuosa* woodlands in the Monte desert: implications for their management. *Dendrochronologia* 22:209-213.

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

Villagra, P., Cesca, E., Álvarez, J., Rojas, F, A., Bourguet, A. M., & Mastrángelo, P. (2010). *Anexo II del Documento de Ordenamiento de las Áreas Boscosas de la Provincia de Mendoza*. Secretaría de Medio Ambiente. Mendoza.

Waite, T. A. & Grubb, T. C. (1988). Copying of foraging locations in mixed-species flocks of temperate-deciduous woodland birds: an experimental study. *Condor* 90:132-140.

Walters, J. R., Doerr, P. D., & Carter III, J. H. (1992). Delayed dispersal and reproduction as a life-history tactic in cooperative breeders: fitness calculations from red-cockaded woodpeckers. *American Naturalist* 139:623-643.

Wang, C., & Lu, X. (2014). Dispersal in Kin Coalition Throughout the Non-Breeding Season to Facilitate Fine-Scale Genetic Structure in the Breeding Season: Evidence From a Small Passerine. *Ethology* 120:1003-1012.

Ward, S., & Slater, P. J. (2005). Raised thermoregulatory costs at exposed song posts increase the energetic cost of singing for willow warblers *Phylloscopus trochilus*. *Journal of Avian Biology* 36:280-286.

Warkentin, I. G., & Morton, E. S. (2000). Flocking and foraging behavior of wintering Prothonotary Warblers. *The Wilson Bulletin* 112:88-98.

Weatherhead, P. J., & Boak, K. A. (1986). Site infidelity in song sparrows. *Animal Behaviour* 34:1299-1310.

Weatherhead, P. J., & Forbes, M. R. (1994). Natal philopatry in passerine birds: genetic or ecological influences? *Behavioral Ecology* 5:426-433.

Welty, J.C. & Baptista, L. (1990). *The life of birds.* 4 edition. Saunders College Publishing. California.

Werner, E. E. (1998). Ecological experiments and a research program in community ecology. En: Resetarits, WJ & J Bernardo (Eds.) 1998. *Experimental Ecology. Issues and Perspectives*. Oxford University Press, New York.

Wheelwright, N. T., & Templeton, J. J. (2003). Development of foraging skills and the transition to independence in juvenile savannah sparrows. *Condor* 105:279-287.

Whittingham, M. J., & Evans, K. L. (2004). The effects of habitat structure on predation risk of birds in agricultural landscapes. *Ibis* 146:210-220.

Wiens, J. A. (1973). Interterritorial habitat variation in Grasshopper and Savannah sparrows. *Ecology* 54: 877-884.

Wiens, J. A. (1989a). *The ecology of bird communities. Vol. I. Foundations and patterns*. Cambridge University Press, Cambridge.

Wiens, J. A. (1989b). Spatial scaling in ecology. *Functional ecology* 3:385-397.

Wiens, J. A., Rotenberry, J. T., & Van Horne, B. (1987). Habitat occupancy patterns of North American shrubsteppe birds: the effects of spatial scale. *Oikos* 48:132-147.

Wiersma, P., & Piersma, T. (1994). Effects of microhabitat, flocking, climate and migratory goal on energy expenditure in the annual cycle of red knots. *Condor* 96:257-279.

Wiley, R. H. & Richards, D. G. (1982). Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. En Kroodsma, D.E. & Miller, E.H. (Eds) 1982. *Acoustic Communication in Birds*, Vol. 1. Academic Press, New York.

Winterbottom, J. M. (1943). On woodland bird parties in northern Rhodesia. *Ibis* 85:437-442.

With, K. A., & Morrison, M. L. (1990). Flock formation of two parids in relation to cyclical seed production in a pinyon-juniper woodland. *Auk* 107:522-532.

Whittingham, M. J., Butler, S. J., Quinn, J. L., & Cresswell, W. (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, M. J., & Evans, K. L. (2004). The effects of habitat structure on predation risk of birds in agricultural landscapes. *Ibis* 146:210-220.

Woltmann, S., Sherry, T. W., & Kreiser, B. R. (2012). A genetic approach to estimating natal dispersal distances and self‐recruitment in resident rainforest birds. *Journal of avian biology* 43:33-42.

Worton, B. J. (1987). A review of models of home range for animal movement. *Ecological Modeling* 38:277- 298.

Zann, R., & Runciman, D. (1994). Survivorship, dispersal and sex ratios of zebra finches *Taeniopygia guttata* in southeast Australia. *Ibis* 136:136-143.

Zar, J. H. (2010). *Biostatistical analysis*. 5th ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

Zimmerman, J. L. (1971). The territory and its density dependent effect in *Spiza americana*. *Auk* 88:591-612.

Zuluaga, G. J. C., & Rodewald, A. D. (2015). Response of mixed-species flocks to habitat alteration and deforestation in the Andes. *Biological Conservation* 188:72-81.