

Tesis Doctoral

Limitación poblacional de las aves granívoras en la porción central del Desierto del Monte

Sagario, María Cecilia

2010

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:

Sagario, María Cecilia. (2010). Limitación poblacional de las aves granívoras en la porción central del Desierto del Monte. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Sagario, María Cecilia. "Limitación poblacional de las aves granívoras en la porción central del Desierto del Monte". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2010.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



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

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

**LIMITACIÓN POBLACIONAL DE LAS
AVES GRANÍVORAS EN LA PORCIÓN
CENTRAL DEL DESIERTO DEL MONTE**

LIC. MARÍA CECILIA SAGARIO

Director de Tesis: VÍCTOR RODOLFO CUETO

Consejero de Estudios: Juan Carlos Reboreda

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

Buenos Aires, 2010

LIMITACIÓN POBLACIONAL DE LAS AVES GRANÍVORAS EN LA PORCIÓN CENTRAL DEL DESIERTO DEL MONTE

RESUMEN

En este trabajo se evaluó la limitación de las poblaciones de aves granívoras en el Monte central. Se encontró que estas aves no estarían normalmente limitadas por la abundancia de semillas durante la estación no reproductiva, sino sólo ocasionalmente, ya que sus abundancias sólo se vieron afectadas en años de muy baja producción de semillas. Durante la estación reproductiva, la falta de asociación entre la abundancia de adultos y la producción de semillas, la ausencia de defensa territorial interespecífica y la alta supervivencia y fidelidad al sitio sugieren que el recurso semillas no sería comúnmente limitante tampoco en esta época. La influencia del alimento sólo se evidenciaría en que las aves granívoras aumentarían su productividad en años superabundantes, algo más asociado con sus características de historia de vida y el oportunismo que con la limitación. En cambio, las evidencias sugieren que el comportamiento territorial de estas aves estaría involucrado en la limitación de estas poblaciones durante la estación reproductiva. Las tasas de movimiento serían el factor próximo más importante al determinar las abundancias locales de estas poblaciones, y no así la productividad o la mortalidad, aunque esta última podría estar involucrada en aquellos años esporádicos de baja producción de semillas. Además, los resultados refuerzan la idea de que la competencia interespecífica no sería un factor preponderante en la estructuración comunitaria de este ensamble de aves.

Palabras clave: Ñacuñán, desierto del Monte, aves granívoras, limitación poblacional, abundancia de alimento, demografía, territorialidad

POPULATION LIMITATION OF GRANIVOROUS BIRDS IN THE CENTRAL MONTE DESERT

ABSTRACT

Limitation of granivorous birds in central Monte desert was evaluated in this work. Evidence showed that these birds would not usually be limited by the abundance of seeds during the non-breeding season, but only in occasional years given that their abundances were only affected during years of extremely low seed production. During the breeding season, lack of association between the abundance of adults and the production of seed, the absence of interspecific territorial defense and high survival and site-fidelity suggest that seeds would neither be limiting birds at this time of the year. The influence of food would be only translated in granivorous birds increasing their productivity in superabundant years, something more associated with life history traits and opportunism than with food limitation. Evidence suggests that the territorial behavior of these birds would be involved in the limitation of these populations during the breeding season instead. Movement rates would be the proximate most important factor influencing local abundances, and not so productivity or mortality, although the latter could be involved in those occasional low seed production years. In addition, results reinforce the idea that the interspecific competition would not be a dominant factor in structuring the community of this ensemble of birds.

Key words: Ñacuñán, Monte desert, granivorous birds, population limitation, food abundance, demography, territoriality

AGRADECIMIENTOS

Quiero destacar y agradecer el intercambio de roles de toda la gente que me ayudó durante este trabajo. A “mis dires”, que además de dires fueron colegas durante las numerosas mañanas de redes en el campo (¡incluso en aquellas a las que yo no fui!). A todos los colegas ecodianos (no los voy a nombrar, cada uno sabe qué parte le toca..) que además de colegas fueron amigos compartiendo cervezas, asados, salidas y viajes, alojándome en sus casas, y acompañándome en buenas y malas durante las campañas y las no-campañas. A mi familia y amigos, que fueron también colegas al escucharme hablar de los benditos pajaritos, becas y subsidios; jurados al leer o escuchar mis presentaciones diversas; financistas del proyecto mediante comidas durante las campañas y transportes a congresos; e incluso técnicos de apoyo en el armado de trampas de semillas, arreglo de cintas métricas y diseño de implementos de muestreo.

Pero sobre todo les agradezco que hayan estado presentes de la manera en que los necesitaba. Quiero primero agradecer a Víctor, como mi director de Tesis, por haber leído todo lo que le mandaba, haberme orientado, abierto puertas, dejado ser o sacarme las papas del fuego según fuera necesario. Por haberse alegrado con mis logros y ofuscado con mis pifies. Y por haberme mostrado que para llevar adelante un trabajo en este área no hace falta ser mago ni saber las respuestas a las preguntas sino que hace falta esfuerzo, entusiasmo por lo que uno hace, curiosidad, maña y por qué no, un poco de sufrimiento...En fin, gracias por enseñarme a ser una investigadora (o al menos darme las herramientas para tratar de serlo). Agradezco a Javier, como director de mi beca, por haber firmado religiosamente la planilla todos los meses ;) y por haber acompañado las diferentes etapas de esta Tesis, laburando conmigo en el campo, firmando papeles, leyendo capítulos y cortando clavos mientras yo trataba de cumplir con los plazos establecidos. A todos los ecodianos y no ecodianos, como mis colegas, por su ayuda y consejos para el trabajo de campo, las presentaciones a congresos, el armado de informes, los análisis de datos y el trabajo de laboratorio. A Goyo, Mari y Caro, mis amiguitos, por haber soportado todas mis fases Tesis-dependientes, haber organizado vacaciones en función de mis fechas y destinos académicos, y haberme ayudado a mantener ese poquito de vida extracurricular que tanta falta me hace. A mis viejos, la Noni, la Tía, mis hermanos y mis sobrinos, por estar siempre esperando a la vuelta de cada viaje y al otro lado del *delay* telefónico de Ñacuñán mientras yo estaba “con lo pacarito”. Gracias por el apoyo incondicional que siempre tuve de hacer lo que quisiera, incluso cuando no entendían muy bien qué era lo que estaba haciendo, y perdón por las innumerables ausencias durante todos estos años. Y a Virgil y al Gitano, donde quiera que estén, que hicieron más amenas todas las campañas. Muchísimas, infinitas gracias a todos...

Finalmente, quiero agradecer el apoyo de la Universidad de Buenos Aires y la Association of Field Ornithologists para este proyecto en particular. Y también, agradezco al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y la Universidad de Buenos Aires por el apoyo al programa de investigación de Ecodes ¡y gracias Luis porque exista un programa de investigación!

TT

INDICE

RESUMEN	ii
ABSTRACT	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
INDICE	v
CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL	1
OBJETIVOS Y ORGANIZACIÓN DE LA TESIS	6
DESCRIPCIÓN DEL SISTEMA DE ESTUDIO	7
La Reserva de Biósfera de Ñacuñán	8
Las aves granívoras de Ñacuñán	10
FIGURAS.....	12
CAPÍTULO 2: PATRONES ANUALES DE MOVIMIENTO DE LAS AVES GRANÍVORAS EN EL MONTE CENTRAL	15
RESUMEN	16
ABSTRACT	17
INTRODUCCIÓN	18
MÉTODOS	20
Muestreo de aves	20
Análisis de datos	21
RESULTADOS	22
DISCUSIÓN	24
AGRADECIMIENTOS.....	27
TABLAS Y FIGURAS	28
CAPÍTULO 3: USO DEL ESPACIO Y TERRITORIALIDAD DE LAS AVES GRANÍVORAS EN EL MONTE CENTRAL	32

RESUMEN	33
ABSTRACT	34
INTRODUCCIÓN	35
MÉTODOS	37
Estación reproductiva vs. no reproductiva	37
Selección de perchas de despliegue	38
Ubicación y caracterización de los territorios	39
RESULTADOS	40
Estación reproductiva vs. no reproductiva	40
Selección de perchas de despliegue	41
Ubicación y caracterización de los territorios	42
DISCUSIÓN	43
AGRADECIMIENTOS	48
FIGURAS	49

CAPÍTULO 4: ¿QUÉ DEFIENDEN LAS AVES GRANÍVORAS DEL MONTE CENTRAL CUANDO DEFIENDEN SUS TERRITORIOS?_ _ _ _ _ 55

RESUMEN	56
ABSTRACT	57
INTRODUCCIÓN	58
MÉTODOS	60
Experimentos de <i>playback</i>	60
Variables y Análisis estadístico	62
RESULTADOS	63
DISCUSIÓN	64
AGRADECIMIENTOS	68
TABLAS Y FIGURAS	69

CAPÍTULO 5: DEMOGRAFÍA DE LAS AVES GRANÍVORAS EN EL MONTE CENTRAL Y SU RELACIÓN CON LA ABUNDANCIA LOCAL DE ALIMENTO _ _ _ _ _ 72

RESUMEN	73
ABSTRACT	74

INTRODUCCIÓN	75
MÉTODOS	77
Caracterización del ambiente	77
Muestreo de aves	79
Análisis de datos	80
CARACTERIZACIÓN DE VARIABLES AMBIENTALES	80
ABUNDANCIA DE ADULTOS	80
PRODUCTIVIDAD	81
SUPERVIVENCIA DE ADULTOS RESIDENTES	81
RESULTADOS	84
Caracterización de variables ambientales	84
Abundancia de adultos	84
Productividad	86
Supervivencia de adultos residentes	86
DISCUSIÓN	87
AGRADECIMIENTOS	93
TABLAS Y FIGURAS	94
CAPÍTULO 6: DISCUSIÓN GENERAL	101
BIBLIOGRAFÍA	107

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL



CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

El número de individuos en una población está determinado por el balance entre los ingresos (nacimientos e inmigración) y los egresos (mortalidad y emigración) de los individuos a la misma y puede variar en el espacio y en el tiempo. La regulación poblacional se da cuando esas fluctuaciones son en torno a un valor de equilibrio (capacidad de carga), y están controladas por factores denso-dependientes (Sinclair 1989). En cambio, lo que se conoce como limitación es la combinación de mecanismos tanto denso-dependientes como denso-independientes que determinan el tamaño de la población (Sinclair 1989). Un factor limitante es, entonces, cualquier variable que restrinja el crecimiento de una población (ya sea a través de limitar sus tasas de reproducción, supervivencia y/o inmigración, o favorecer sus tasas de mortalidad o emigración). Puede ser de interés tanto teórico como práctico entender cuáles son los mecanismos reguladores de las poblaciones, pero tal vez más importante es entender qué las limita, ya que la limitación (por definición) incluye también a los factores reguladores (Sinclair 1989, Krebs 1995). Si los factores limitantes actúan a su vez de manera denso-dependiente es un paso de estudio posterior. Por estas razones, el tema de regulación poblacional no será considerado en esta Tesis y, en cambio, se pondrá énfasis únicamente en el estudio de los factores limitantes y sus posibles efectos.

En especial para las aves, que presentan una gran diversidad de patrones de movimiento y tácticas reproductivas, explicar la limitación de sus abundancias implica un gran desafío (Clark *et al.* 2004). Para entender qué es lo que limita a una población de aves es necesario conocer los requerimientos de la especie, su

demografía, los efectos de las condiciones ambientales sobre ella y sus interacciones intra e interespecíficas. Si bien todos los factores antes mencionados pueden considerarse como “causantes” de los cambios en el número de individuos en una población es importante distinguir entre lo que se consideran factores últimos y factores próximos (Rodenhouse *et al.* 1997, Newton 1998).

Los factores próximos están relacionados con características intrínsecas de la población como ser sus parámetros demográficos (e.g., tasas de emigración, tasas de nacimientos). Y si bien es ecológicamente importante conocer estos parámetros a fin de estudiar las estrategias de vida de las aves, estos pueden no ser relevantes para determinar los factores involucrados en la limitación de sus poblaciones (Newton 1998). Por ejemplo, dos poblaciones pueden ser idénticas en sus tasas de nacimiento, muerte y movimientos, y sin embargo poseer abundancias muy diferentes. Sí, en cambio, estos parámetros poblacionales resultan relevantes cuando son entendidos como el mecanismo por el cual las poblaciones responden frente a variables externas (ambientales ó ecológicas, Newton 1998).

Estas variables externas son los factores últimos involucrados en la limitación de las poblaciones y pueden afectar a uno o varios de los parámetros poblacionales. Así mismo, las poblaciones pueden estar afectadas por más de un factor externo (probablemente todos juntos), pero a menudo hay un factor que aparece como el más importante (Newton 1998). En general, el factor externo más comúnmente invocado como limitante de las poblaciones de aves son los recursos. Algunos de los recursos postulados como limitantes en poblaciones de aves son principalmente el alimento (e.g., Newton 1980, Martin 1987, Rodenhouse & Holmes 1992), el agua (e.g., Coe & Rotenberry 2003), las parejas (e.g., Pruett-Jones & Lewis 1990, Marra & Holmes 1997) y los sitios de nidificación (e.g., Brown & Balda 1988, Pöysä & Pöysä 2002). La limitación por recursos suele ser un tema importante en la ecología porque puede influir en las historias de vida de las especies, la abundancia de las poblaciones y la estructuración de las comunidades a través de la competencia (Martin 1987).

Otro factor externo importante son los enemigos naturales (depredadores y parásitos). El número de aves puede verse muy reducido por parásitos o patógenos, que mantienen su abundancia muy por debajo del nivel que cabría

esperar (e.g., Atkinson *et al.* 1995, LaDeau *et al.* 2007). También, la predación tanto de adultos como de nidos puede alterar el número y comportamiento de las aves (e.g., Marcström *et al.* 1988, Morrison & Bolger 2002, Lima 2009).

Para que una población esté limitada por algún factor no es necesario que el mismo actúe todo el tiempo, basta con que en un período determinado (anual, estacional, cada varios años) éste tenga consecuencias individuales trasladables a nivel poblacional (Martin 1987, Wiens 1989, Newton 1998). También, el alcance de los diferentes factores en la limitación de las poblaciones puede verse afectado por cuestiones como el clima y el comportamiento de las aves. En su mayor parte, el clima influye en las aves de manera indirecta afectando sus hábitats y la abundancia de sus alimentos, aunque eventos más extrmos (e.g., huracanes, tormentas) pueden ser causantes directos de muerte (e.g., Robinson *et al.* 2007, Newton 2007a). En cambio, cuestiones comportamentales como ser las interacciones intra o interespecíficas y los movimientos resultan más importantes de evaluar al estudiar la limitación de las poblaciones. Las interacciones comportamentales pueden favorecer la exclusión de ciertos individuos, proporcionando una base para la limitación de la densidad (Newton 1998). La conducta territorial es un ejemplo, ya que puede espaciar a las aves a través del hábitat disponible y excluir a los individuos excedentes una vez que el hábitat está saturado (Brown 1969, Fretwell & Lucas 1970, Newton 1992). Por su lado, los movimientos son parte integrante de la limitación de la densidad, ya que facilitan cambios rápidos en la densidad local y permiten a las aves escapar de las zonas donde las perspectivas de supervivencia o reproducción son pobres (Newton 2007b). Los movimientos plantean un problema adicional al evaluar los factores que limitan a las poblaciones ya que mientras que la densidad puede ser limitada dentro de un área, algunos individuos pueden salir y sobrevivir en otros lugares, de modo que el número total no se ve afectado (Rodenhouse *et al.* 1997, Newton 1998, 2007b). Esto es así, particularmente en aves granívoras, donde los individuos pueden ser capaces de detectar y moverse hacia áreas de mayor abundancia de semillas (e.g. Maclean 1974, Wiens 1991, Dean 2004). Tener en cuenta estos comportamientos resulta muy importante al momento de definir el área del estudio. Por ejemplo, al evaluar la limitación de una población residente los factores a escala local pueden tener una gran importancia, mientras que estos

pueden no ser relevantes si la población es nómada o migratoria (e.g., Raitt & Pimm 1976, Pulliam & Parker 1979). También resulta importante definir el periodo de tiempo estudiado porque los números en cualquier población pueden estar limitados por factores diferentes en momentos diferentes (e.g., Holmes 2007, Newton 1994). Entonces, en el mejor de los casos, lo que puede lograrse es demostrar que algún factor específico, o una combinación de factores, son limitantes de la densidad de aves en un lugar y tiempo especificados (Newton 1998).

La limitación de poblaciones en zonas áridas ha sido profusamente estudiada ya que su baja productividad, dependiente casi exclusivamente de las lluvias (Polis 1991), brinda un escenario propicio para un control del tipo *bottom-up*, o mediado por el recurso (Jaksic *et al.* 1997). La limitación por alimento fue postulada muchas veces como el principal limitante de las poblaciones de aves granívoras en las zonas áridas, ya que hay numerosos trabajos que dan cuenta de la relación positiva existente entre las precipitaciones, la abundancia de semillas y la abundancia de las aves (e.g., Pulliam & Parker 1979, Dunning & Brown 1982, Schluter & Repasky 1991). Sin embargo, muchos autores argumentan que la limitación de estas aves sólo se daría en años esporádicos de muy baja producción de semillas (*crunch periods*, Pulliam & Parker 1979, Pulliam & Dunning 1987, Wiens 1991) o encontraron incluso que habría otros factores (diferentes del alimento) que serían los principales limitantes de esas poblaciones (e.g., Laurence & Yensen 1985, Morrison & Bolger 2002). A pesar de los resultados contrastantes, la limitación por alimento suele ser citada como el principal factor responsable de la estructuración de las comunidades de aves granívoras mediante la competencia (e.g., Cody 1974, Pulliam 1975, 1983).

En la porción central del desierto del Monte, Argentina, se han realizado algunos estudios que brindan información sobre la posible limitación de las aves granívoras. Durante la estación no reproductiva Blendinger & Ojeda (2001) encontraron que la densidad de aves granívoras, en especial las más móviles, correlacionó positivamente con la abundancia de semillas. Sin embargo, si bien son comunes los cambios interanuales en la densidad de estas poblaciones de aves durante el invierno, también se ha postulado que sólo estarían limitadas en

años esporádicos de baja producción de semillas (Marone 1992a). Esta última hipótesis fue corroborada por Lopez de Casenave (2001) mediante una aproximación bioenergética. En cuanto a la estación reproductiva, Marone (1992a) argumenta que estas poblaciones podrían estar limitadas por el alimento ya que esta es la estación con menor abundancia de semillas. Sin embargo, Blendinger & Ojeda (2001) no encontraron correlación entre la abundancia de semillas y la de aves granívoras durante la primavera. Por otro lado, durante este período del año, las aves granívoras son más abundantes en los ambientes con mayor disponibilidad de sitios de nidificación (Marone *et al.* 1997) y el 80% de sus nidos fracasan debido a la predación (Mezquida & Marone 2001). Estos últimos resultados muestran que, además del alimento, factores como la predación y la disponibilidad de sitios de nidificación podrían estar involucrados en la limitación de estas poblaciones. Si bien los trabajos previos realizados en la porción central del desierto del Monte brindan información valiosa acerca de la limitación de estas poblaciones hay otros factores que podrían estar involucrados. Variables tales como el comportamiento territorial y los patrones de movimiento de estas aves no han sido aún estudiados en detalle. Por otro lado, si bien se ha propuesto que el alimento sería un factor limitante para estas poblaciones de aves (ya sea habitualmente o en años inusuales), los mecanismos mediante los cuales ocurriría la limitación (i.e., los factores próximos) no fueron explorados.

Objetivos y organización de la Tesis

El objetivo general de esta Tesis es evaluar los factores que pueden estar involucrados en la limitación de las poblaciones de aves granívoras en la porción central del desierto del Monte. Esta evaluación, además, permitirá hipotetizar sobre las causas plausibles involucradas en la estructuración de esta comunidad de aves. Los tres objetivos particulares del trabajo de Tesis son: (1) Establecer los patrones de movimiento de las aves granívoras en la porción central del desierto del Monte; (2) estudiar el comportamiento territorial de estas especies y (3) evaluar parámetros demográficos (supervivencia y productividad) y su asociación con la abundancia de recursos teniendo en cuenta los patrones de movimiento encontrados para las distintas especies.

De acuerdo con los objetivos, la Tesis consta de seis capítulos. En el presente Capítulo (INTRODUCCIÓN GENERAL) se plantea el marco teórico del trabajo, los antecedentes sobre el tema, la estructura y objetivos de la Tesis y la descripción del área de estudio. En el Capítulo 2: PATRONES ANUALES DE MOVIMIENTO DE LAS AVES GRANÍVORAS EN EL MONTE CENTRAL, se presenta el análisis del grado de sedentarismo de los individuos de las distintas especies a lo largo del año. En el Capítulo 3: USO DEL ESPACIO Y TERRITORIALIDAD DE LAS AVES GRANÍVORAS EN EL MONTE CENTRAL, se describe el uso del espacio por las aves residentes en la estación reproductiva y no reproductiva, la distribución espacial de sus territorios y su variación temporal. En el capítulo 4: ¿QUÉ DEFIENDEN LAS AVES GRANÍVORAS DEL MONTE CENTRAL CUANDO DEFIENDEN SUS TERRITORIOS?, se realiza una evaluación experimental de la respuesta territorial intra e interespecífica de estas especies de aves. En el Capítulo 5: DEMOGRAFÍA DE LAS AVES GRANÍVORAS DEL MONTE CENTRAL Y SU RELACIÓN CON LA ABUNDANCIA LOCAL DE ALIMENTO, se estudia la relación de la abundancia de estas especies con la producción de semillas teniendo en cuenta los posibles mecanismos involucrados (productividad y supervivencia). Por último, en el Capítulo 6: DISCUSIÓN GENERAL, se integran los resultados de los Capítulos antes mencionados en función del objetivo general de la Tesis.

Descripción del Sistema de estudio

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

El clima en el Monte es cálido y seco. Las temperaturas promedio anuales solo varían entre 13.4 y 17.5 °C (Cabrera 1976). Las precipitaciones muestran un gradiente decreciente oeste-este y varían entre 80 mm y alrededor de 300 mm anuales (con algunos registros excepcionales, por ejemplo en el sitio de estudio del presente trabajo), aunque en pocos lugares superan los 200 mm (Morello

1958, Mares *et al.* 1985). La estación seca dura hasta un máximo de nueve meses y las lluvias están restringidas al verano, excepto en el sur donde tienden a distribuirse más regularmente a lo largo del año (Morello 1958, Mares *et al.* 1985).

El tipo de vegetación predominante en el Monte es el matorral o estepa arbustiva xerófila, siendo la estepa de *Larrea* spp. (jarilla) la más extendida. Secundariamente, aparecen cactáceas (en el norte), árboles bajos, y arbustos de porte mediano (Morello 1958, Cabrera 1976). El estrato arbustivo, generalmente espinoso, suele estar bien desarrollado, mientras que el estrato herbáceo, en general, es pobre (Morello 1958). La cobertura de herbáceas es espacialmente variable, dependiendo de las precipitaciones locales y del impacto de la ganadería. En el Monte suelen aparecer bosques de *Prosopis* spp. (algarrobales) de poca extensión (Morello 1958), que se presentan en márgenes de ríos o en zonas de subsuelo húmedo con napa freática poco profunda (Cabrera 1976), más comunes en la región central. El algarrobal es un bosque abierto con árboles espinosos de altura variable (hasta 15 m) y de follaje deciduo. La principal especie de árbol es *Prosopis flexuosa*, que puede estar acompañada por *Prosopis chilensis*, *Jodina rhombifolia*, *Geoffroea decorticans*, *Prosopis alba* y *Prosopis nigra* (Morello 1958, Cabrera 1976).

LA RESERVA DE BIÓSFERA DE ÑACUÑÁN

La Reserva de la Biósfera de Ñacuñán (34° 03' S, 67° 54' O) se ubica en la porción central del desierto del Monte (Fig. 1), en la playa de divagación de las Huayquerías, en la Travesía del Tunuyán (una llanura aluvial del este de la Provincia de Mendoza). Tiene una superficie aproximada de 12800 ha y la altitud promedio es de 540 m sobre el nivel del mar. Desde 1971, cuando se construyó el alambrado perimetral, no se ha registrado pastoreo, con la excepción de una pequeña área en su interior en donde se mantenían unos pocos caballos, los cuales fueron excluidos de la Reserva en 2007. Para una descripción detallada del área de estudio ver Lopez de Casenave (2001). Aquí solo se señalarán las características más destacadas.

Las principales comunidades vegetales de la Reserva son los algarrobales y los jarillales (Fig. 2.a). Los algarrobales son bosques abiertos de *Prosopis*

flexuosa donde los árboles se encuentran dispersos (o en pequeños grupos de dos o tres individuos) dentro de una matriz de arbustos de *Larrea divaricata* (Fig. 2.c). En el estrato arbóreo del algarrobal, los algarrobos pueden estar acompañados por chañares (*Geoffroea decorticans*), mientras que en el estrato arbustivo también pueden encontrarse arbustos como la zampa (*Atriplex lampa*), el piquillín (*Condalia microphylla*), el atamisque (*Capparis atamisquea*) y varias especies de *Lycium*. En este ambiente, el estrato inferior se encuentra dominado por gramíneas (e.g., *Digitaria californica*, *Pappophorum caespitosum*, *Setaria leucopila*, *Stipa ichu*). Los jarillales son arbustales dominados por *L. cuneifolia* y se caracterizan por la ausencia o escasez de árboles y la menor cobertura de los arbustos que normalmente aparecen en el algarrobal (Fig. 2.b, Roig 1971).

El clima de Ñacuñán es árido-semiárido, estacional, con veranos cálidos y relativamente húmedos e inviernos fríos y secos. La temperatura promedio anual es de 15.9 °C (1972-2004). El verano térmico (i.e., el período con temperaturas promedio diarias superiores a 20 °C) abarca desde la segunda quincena de noviembre hasta la primera de marzo (Boshoven & Tognelli 1995) y el invierno térmico (i.e., el período con temperaturas promedio diarias menores a 10 °C), desde la segunda quincena de mayo hasta la segunda de agosto (Boshoven & Tognelli 1995). Las características salientes del régimen de lluvias de Ñacuñán son su gran variabilidad interanual y su marcada estacionalidad (Lopez de Casenave 2001). La precipitación promedio anual es de 341 mm (1972-2009), con un rango que va desde los 91 mm (2003) a los 585 mm (2001) y un coeficiente de variación del 30%. En Ñacuñán se puede diferenciar una estación relativamente húmeda entre octubre y marzo, en la que se acumula el 78% de las precipitaciones anuales, restringiéndose la producción de semillas de la mayoría de las plantas a ese período. A pesar de este período de mayor humedad, el balance hídrico es deficitario a lo largo de todo el año (i.e., la evapotranspiración siempre supera a las precipitaciones; Roig 1971). Las lluvias de la época estival suelen ser de carácter convectivo, de mayor intensidad y menor duración, asociadas a tormentas eléctricas localizadas y, a menudo, acompañadas de granizo. Por el contrario, en invierno están asociadas a frentes ciclónicos de gran escala, son de baja intensidad y de mayor duración (Capitanelli 1972).

LAS AVES GRANÍVORAS DE ÑACUÑÁN

Para el desarrollo de la Tesis se trabajó con las cuatro especies de aves más abundantes que componen el núcleo estable de aves granívoras de la Reserva (Lopez de Casenave 2001, Lopez de Casenave *et al.* 2008): *Poospiza torquata* (Monterita de collar, peso corporal: 10 g), *Poospiza ornata* (Monterita canela, peso corporal: 13 g), *Zonotrichia capensis* (Chingolo, peso corporal: 18 g), y *Saltatricula multicolor* (Pepitero chico, peso corporal: 22 g) (Fig. 3). De acuerdo a la clasificación taxonómica de las especies de Sudamérica según la *American Ornithologists' Union* (Remsen *et al.* 2010) *Z. capensis* y las especies del género *Poospiza* pertenecen a la Familia Emberizidae, mientras que *S. multicolor* se ubica dentro de la Familia Thraupidae. Sin embargo, hay trabajos que sugieren una relación filogenética del género *Poospiza* más cercana a las aves del grupo de las tangaras (Thraupidae) que al de los emberízidos (Emberizidae) (e.g., Webster & Webster 1999, Loughheed *et al.* 2000, Klicka *et al.* 2007).

Todas las especies consumen semillas a lo largo de todo el año, excepto *P. torquata*, que durante la época reproductiva cambia su comportamiento de alimentación y es principalmente insectívora de follaje (López de Casenave *et al.* 2008). A pesar de este comportamiento, que la excluye del gremio de granívoros durante la estación reproductiva, la especie fue estudiada durante todo el año. Los gremios son una herramienta de clasificación y, como tal, su sentido biológico puede no ser tan estricto y en varios trabajos se ha observado que no siempre estas aves granívoras responden como “un todo” a las variaciones ambientales, sino que hay varias características especie-específicas que son relevantes (e.g., Marone *et al.* 1997, Milesi *et al.* 2008). La dependencia de *P. torquata* por las semillas durante la estación no reproductiva podría influir sobre su ecología durante la estación reproductiva, momento en que la base de su alimentación son los artrópodos (y viceversa). Así, cuando corresponda, se tendrá en cuenta esta característica distintiva de la especie, pero a lo largo de la Tesis, siempre que se hable de “las aves granívoras” (incluyendo aquellos capítulos basados principalmente en la estación reproductiva) estaremos incluyendo a *P. torquata* dentro de esta clasificación.

Las semillas que estas aves consumen son principalmente las de gramíneas (cerca del 80% de su dieta granívora está compuesta por este tipo de semillas, López de Casenave 2001) y la preferencia por las mismas ha sido

también comprobada experimentalmente (Cueto *et al.* 2006b). Para una descripción detallada de las semillas de gramíneas y su dinámica en Ñacuñán ver Milesi (2006). Dada la alta dependencia de estas aves por las semillas se han estudiado varios aspectos de la dinámica poblacional y la ecología de estas aves en relación a las mismas. Además de los trabajos citados anteriormente en cuanto a la limitación por el alimento, se vio que la abundancia de semillas sería importante en determinar el uso del espacio por las aves granívoras a escala de paisaje (Marone 1991), mientras que a escala de hábitat esta variable no sería tan influyente (Marone *et al.* 1997). Además, se ha propuesto que para *P. ornata*, una especie migratoria, la disponibilidad de semillas determinaría su abundancia y condicionaría los años en que esta especie se reproduce en la Reserva (Marone 1992a). También se han estudiado los patrones de uso del espacio de estas aves en cuanto a la estructura de la vegetación a varias escalas. A escala de paisaje, durante la estación reproductiva, la densidad de aves granívoras es significativamente mayor en el algarrobal que en el jarillal, lo que fue atribuido a una mayor abundancia de sitios aptos para la nidificación (Marone *et al.* 1997). A escala de microhábitat, la estructura de la vegetación no resultó importante para determinar la selección de sitios de alimentación, mientras que a escala de mesosito, en cambio, estas aves preferirían alimentarse en la cercanía a los algarrobos, principalmente durante la estación reproductiva (Milesi *et al.* 2008).

En cuanto a la biología reproductiva de estas especies todas construyen nidos abiertos, pero difieren en su elección del lugar en el que lo construyen. Ambas especies de *Poospiza* colocan sus nidos principalmente en chañares pequeños y en arbustos de zampa (*Atriplex lampa*), *S. multicolor* selecciona principalmente a *Capparis atamisquea*, y *Z. capensis* construye su nido casi exclusivamente en el suelo (Mezquida 2003, Mezquida & Marone 2003). Además, todas las especies son residentes, a excepción de *P. ornata* que está presente en la zona sólo durante la época reproductiva (Marone 1992b, Cueto *et al.* 2008). El momento de llegada de *P. ornata* es muy variable entre años, y su abundancia varía notablemente entre y dentro de la estación reproductiva. Además, su período de puesta durante la estación reproductiva en Ñacuñán se inicia más tarde y es más breve que el de las especies residentes (Mezquida 2003, Mezquida & Marone 2003).

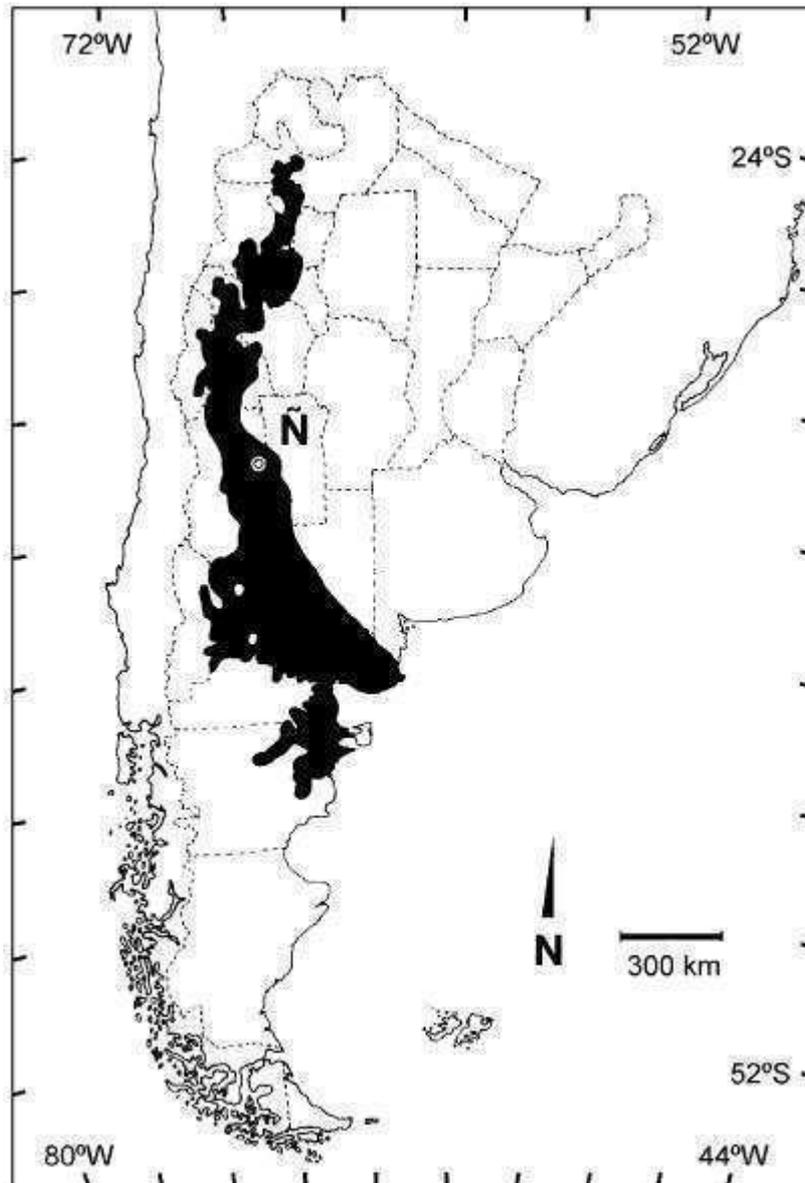


Figura 1 - Provincia fitogeográfica del desierto del Monte (área sombreada) y ubicación de la Reserva de Biosfera de Ñacuñán (Ñ), Argentina, según Lopez de Casenave (2001).

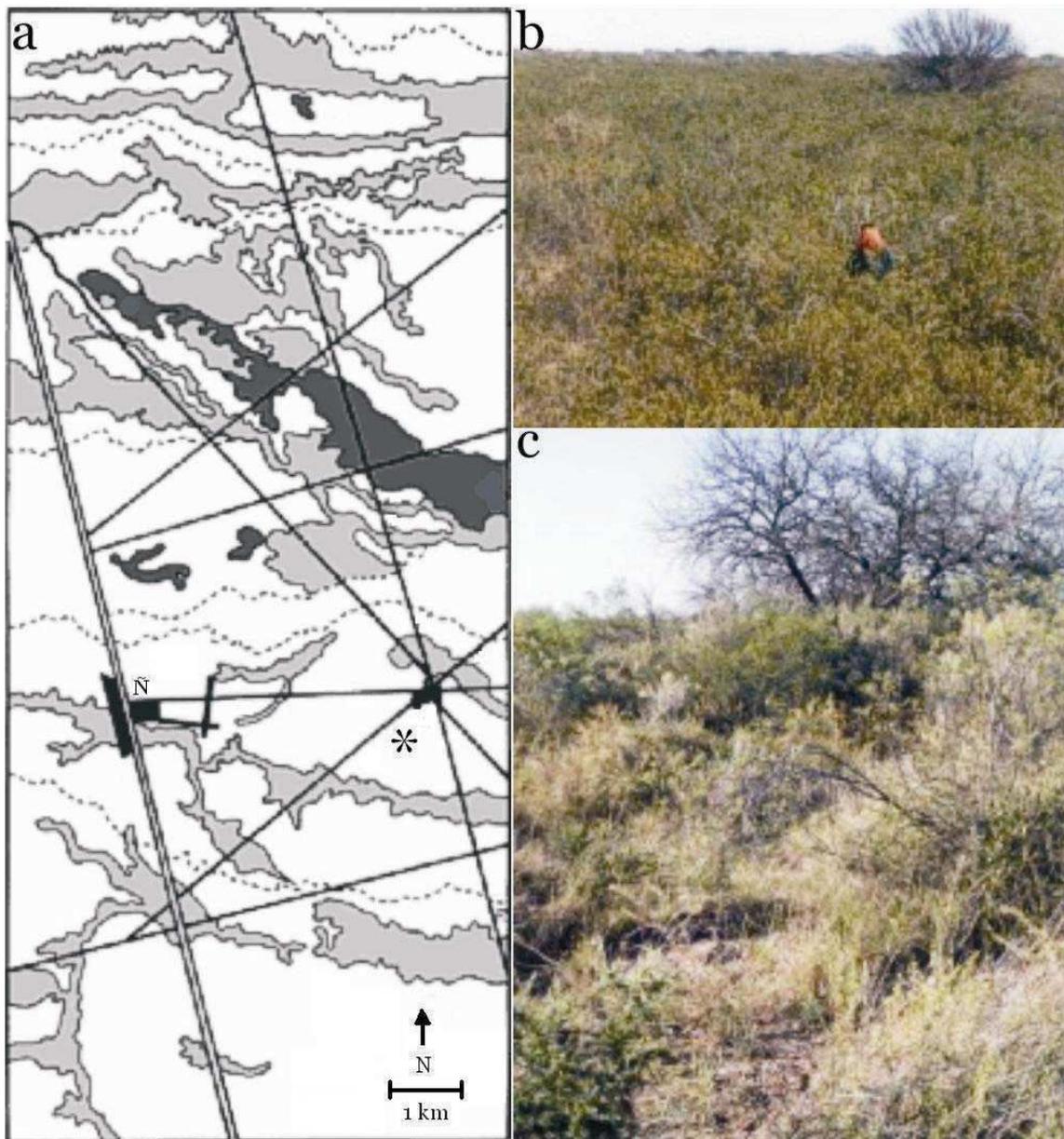


Figura 2 – (a) Mapa de la Reserva de Biosfera de Ñacuñán según Lopez de Casenave (2001) (los límites de la figura coinciden con los límites de la Reserva): Se muestran los algarrobales (áreas blancas – foto c-), jarillales (áreas gris claro – foto b-), y medanales (áreas gris oscuro), el pueblo de Ñacuñán (Ñ), antiguos causes de ríos (líneas punteadas), caminos principales (líneas negras) y la Ruta Nacional 153 (línea doble). El asterisco indica la ubicación de la parcela dentro del algarrobal que fue usada durante el presente estudio.

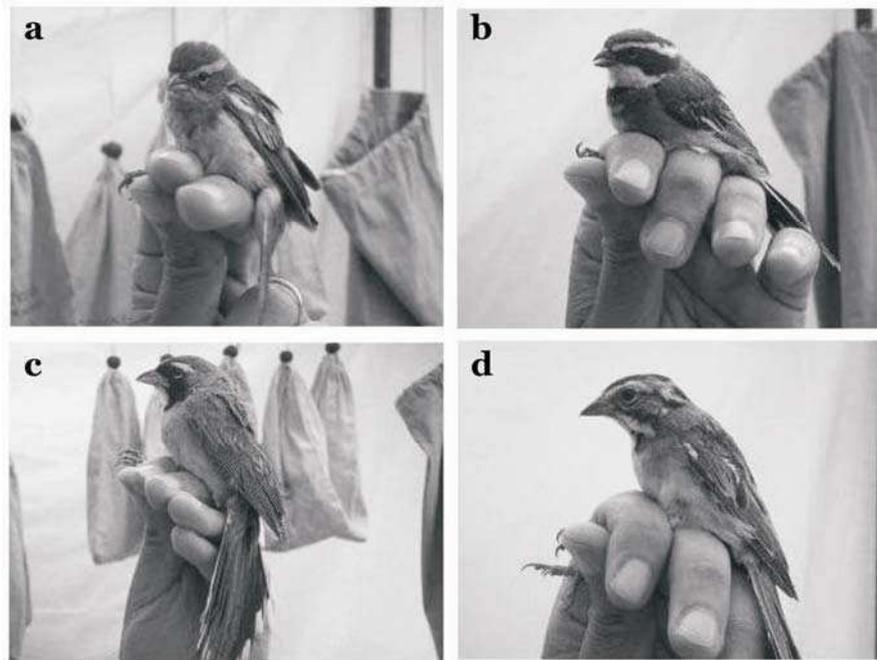
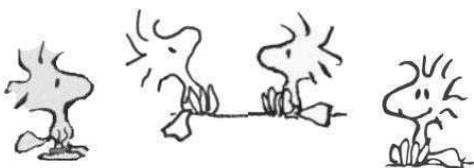


Figura 3 – Especies de aves granívoras más abundantes en el algarrobal de la Reserva de Biosfera de Ñacuñán y sobre las que se centra el presente estudio: (a) *Poospiza ornata* (Monterita canela), (b) *Poospiza torquata* (Monterita de collar), (c) *Saltatricula multicolor* (Pepitero chico) y (d) *Zonotrichia capensis* (Chingolo).

CAPÍTULO 2

PATRONES ANUALES DE MOVIMIENTO DE LAS AVES GRANÍVORAS EN EL MONTE CENTRAL



CAPÍTULO 2: Patrones anuales de movimiento de las aves granívoras en el Monte central

RESUMEN

El estatus de residencia y las variaciones estacionales de la abundancia de las aves granívoras del Monte central están bien establecidos, pero poco se sabe acerca de la permanencia de sus individuos. Encontramos un continuo dentro del rango de movimientos que va desde el nomadismo al sedentarismo. Los individuos de las especies migratorias *Poospiza ornata*, *Zonotrichia capensis australis* y *Z. capensis choraules* se encuentran en el extremo más móvil y *Saltatricula multicolor* en el extremo más sedentario. Dentro de *P. torquata* y *Z. capensis hypoleuca* se encontraron individuos que adoptan una u otra estrategia. Para estas últimas dos especies se observó una gran incorporación de individuos nuevos en la estación no reproductiva que abandonarían el área antes de la primavera. El nomadismo ha sido propuesto como la mejor estrategia para explotar áreas con recursos espacialmente heterogéneos y poco predecibles, como es el caso de las semillas en los desiertos. Esto podría estar ocurriendo en alguna de las especies, sin embargo, el sedentarismo sería una estrategia altamente viable en la porción central del desierto del Monte, como en otras zonas áridas de condiciones no muy extremas. En el caso de los juveniles, los valores de recaptura fueron muy bajos, sugiriendo que o bien tienen una mortalidad más elevada que los adultos o bien abandonan el área y no regresan.

Palabras clave: Ñacuñán, desierto del Monte, aves granívoras, movimiento, nomadismo, sedentarismo

CHAPTER 2: Annual movement patterns of granivorous birds in the central Monte desert

ABSTRACT

Residency status and seasonal variations in the abundance of granivorous birds in the central Monte desert are well established, but little is known about the permanence of its individuals. We found a continuum in the range of movements ranging from vagrancy to sedentariness. Individuals of the migratory species *Poospiza ornata*, *Zonotrichia capensis australis* and *Z. capensis choraules* were found in the most mobile extreme and *Saltatricula multicolor* in the most sedentary. Within *P. torquata* and *Z. capensis hypoleuca* there were individuals who adopt one or the other strategy. The latter two species showed a high incorporation of new individuals in the non-breeding season, which would leave the area before the spring. Wandering has been proposed as the best strategy to exploit spatially heterogeneous and unpredictable resources, as is the case of seeds in deserts. This could be occurring in some species. However, sedentary lifestyle would be a highly viable strategy in the central portion of Monte desert, as in other desert regions with less extreme conditions. In the case of juveniles, the values of recapture were very low, suggesting that either have a much higher mortality than adults or leave the area and not return.

Key words: Ñacuñán, Monte desert, granivorous birds, movement, vagrancy, sedentariness

CAPÍTULO 2

PATRONES ANUALES DE MOVIMIENTO DE LAS AVES GRANÍVORAS EN EL MONTE CENTRAL

El grado de movilidad de los organismos en la naturaleza puede verse como un rango continuo que va desde vagabundeos azarosos a movimientos dentro de un área fija. Las aves en particular, con su gran capacidad de movimiento mediante el vuelo, pueden explotar los ambientes que sean más apropiados para cada momento en su ciclo de vida (Berthold 2001, Newton 2007b).

La estrategia que adopta un ave que permanece en un área fija, dado que ésta es muy inferior a su capacidad de viajar a través de grandes extensiones, debe proveer beneficios mayores a los costos que implicaría moverse largas distancias en busca de los recursos necesarios (Andersson 1980, Sinclair 1984). Este tipo de estrategia ha sido propuesta como la más ventajosa al explotar recursos estacionalmente estables y predecibles, ya que la familiaridad que posee el individuo con el área en que vive le permitiría encontrar rápidamente sitios para alimentarse, nidificar y refugiarse ante los predadores (Hinde 1956). Cuando el ambiente es estacionalmente cambiante, aunque también de manera predecible, la estrategia mayormente adoptada por las aves es la migración, que involucra movimientos direccionales de ida y vuelta desde un sitio favorable para la reproducción hasta otro sitio favorable donde pasar el período no reproductivo (Newton 2007b). Si bien un viaje migratorio es costoso, este costo sería bajo en comparación a las mejores posibilidades de reproducción y supervivencia que enfrentan las aves al moverse de manera estacional entre dos sitios favorables (Berthold 2001, Newton 2007b). Para las aves que adoptan esta estrategia, numerosos estudios muestran una gran fidelidad al sitio tanto de reproducción como de invernada (e.g. Harvey *et al.* 1979, Gavin & Bollinger 1998, Middleton *et al.* 2006). Sin embargo, existen especies que a pesar de moverse largas distancias

entre sitios de reproducción e invernada, no suelen regresar a los mismos sitios para reproducirse. Esto se da principalmente entre las especies para las que la abundancia de su alimento varía fuertemente de una estación reproductiva a la siguiente. Andersson (1980) definió a estas especies como especies nómades, que viajan largas distancias en busca de alimento y se establecen y reproducen sólo en aquellos sitios donde el mismo es localmente abundante. Esta estrategia es común entre las aves granívoras de zonas áridas, donde las lluvias suelen ser impredecibles y las semillas suelen estar distribuidas en forma heterogénea (Davies 1984, Wiens 1991, Dean 2004). En estos casos, el alto costo de los movimientos exploratorios se contrarrestaría con la mayor probabilidad de encontrar los parches dispersos de alimento (Anderson 1980, Sinclair 1984).

Si bien los diferentes tipos de estrategias suelen ligarse íntimamente a distintos tipos de distribución de los recursos, varias estrategias pueden ser viables en un mismo tipo de ambiente (Gordon 2000). De hecho, la adquisición de diferentes estrategias de movimiento en ecosistemas desérticos ha sido citada como una explicación de la coexistencia de especies similares a través de la diferenciación de nicho (e.g., Mares & Rosenzweig 1978, Gordon 2000). Por otro lado, incluso individuos de una misma especie pueden adoptar diferentes estrategias. Esto puede darse a través de migraciones parciales, donde algunos individuos permanecen en el área como residentes y otros migran, a veces subordinados por su edad o tamaño (migración parcial, Berthold 2001, Newton 2007b). También, puede darse a través de un comportamiento plástico, donde un mismo individuo puede variar sus estrategias en respuesta a cambios en las condiciones ambientales (Gordon 2000, Roshier *et al.* 2008). Este último punto destaca la importancia de conocer los patrones de movimiento individuales de las aves, ya que la residencia a nivel específico en un sitio determinado no necesariamente implica que todos los individuos sean residentes.

En la porción central del desierto del Monte varios estudios dan cuenta de que las aves granívoras muestran una compleja variedad de desplazamientos. Una de las especies citadas como residentes para el área (*Zonotrichia capensis*) presenta individuos de tres subespecies con patrones de movimiento diferentes (Marone 1992a, Blendinger 2005, Milesi 2006, Jahn 2009). *Z. capensis australis* y *Z. capensis choraules* están presentes sólo en el invierno pero aún no se conoce

si el sitio de estudio constituye un sitio de paso para estos individuos o si se comportan como residentes invernales. La tercer subespecie (*Z. capensis hypoleuca*) y otras dos especies residentes (*Saltatricula multicolor* y *Poospiza torquata*) presentan cambios estacionales en su densidad (Marone 1992a, Marone *et al.* 1997, Lopez de Casenave 2001, Blendinger 2005) pero aún no se ha establecido si esos cambios se deben a que una parte de sus poblaciones podría estar comportándose como migrante (i.e., si serían migrantes parciales). Hay una cuarta especie (*P. ornata*), que está presente en el área sólo durante la época reproductiva y, particularmente, sólo en algunos años, lo que probablemente se relacione con los niveles de recursos en el área (Marone 1992a), pero aún no se conoce si los individuos que se reproducen en el área son los mismos de año a año. Entonces, si bien se ha establecido el estatus de residencia de estas especies y los cambios estacionales en sus abundancias, poco es lo que se sabe acerca del grado de sedentarismo de sus individuos.

El objetivo general de este Capítulo es establecer los patrones de movimiento de las poblaciones de aves granívoras en la porción central del desierto del Monte a partir de determinar el grado de sedentarismo de sus individuos. En búsqueda de ese objetivo general se pretenden responder las siguientes preguntas particulares: (1) ¿Qué proporción de individuos adultos y juveniles de cada especie permanece en el sitio a lo largo del año?, (2) ¿el grado de sedentarismo es consistente de estación en estación?, (3) ¿y entre especies? (4) Los individuos que migran ¿poseen fidelidad al sitio entre años? y (5) ¿son sedentarios o móviles mientras están presentes en el área?

Métodos

MUESTREO DE AVES

Las aves fueron capturadas con 30 redes de niebla (12 m de largo, 38 mm de malla) dispuestas en tres líneas de 10 redes y separadas entre sí por 50 m (entre líneas y entre redes) en una parcela de 10 ha. Se realizaron muestreos estacionales desde la primavera de 2004 hasta el invierno de 2009 (con excepción del otoño de 2009). Cada período de muestreo con redes de niebla (una vez por estación) fue de 6 días consecutivos de duración y tuvo lugar en las

primeras 4 horas de la mañana, siempre que las condiciones meteorológicas no fueran adversas (mucho viento, o temperaturas extremadamente bajas o altas). Las especies con las que se trabajó fueron cuatro: *Poospiza ornata*, *Poospiza torquata*, *Saltatricula multicolor* y *Zonotrichia capensis*. Para la última especie se registraron individuos de tres subespecies (*Z. capensis hypoleuca*, *Z. capensis choraules* y *Z. capensis australis*) que fueron identificados por su tamaño y el patrón del plumaje de la cabeza (Fig. 1, Chapman 1940, Piloni 2002).

Las aves capturadas por primera vez fueron marcadas con anillos de aluminio numerados y combinaciones únicas de anillos de color, a excepción de las subespecies *Z. capensis australis* y *Z. capensis choraules*. Estas subespecies sólo fueron anilladas con color durante el primer año de muestreo. La edad y sexo de las aves capturadas se estableció siempre que fue posible siguiendo las consideraciones en Ralph *et al.* (1995). Las aves capturadas que poseían comisuras blandas y amarillentas y plumaje diferente al de los individuos reproductivos fueron identificadas como juveniles. El resto de los individuos fueron clasificados como adultos.

Luego del período de muestreo con redes de niebla se realizó una intensa búsqueda de las aves marcadas en la parcela durante un mínimo de 10 días o hasta que no se veían individuos anillados nuevos luego de 10 horas por persona de búsqueda. La búsqueda se realizaba sistemáticamente tratando de recorrer toda la parcela al menos una vez por día. También se incluyeron los datos de individuos reubicados ocasionalmente en el campo por fuera de la parcela y en las proximidades de la estación biológica (a 350 m de la parcela), particularmente cerca de un bebedero al que algunas aves se acercaban principalmente durante el invierno.

ANÁLISIS DE DATOS

Para el análisis de los datos se construyeron historias de captura (registro de presencia o ausencia del individuo a lo largo de cada evento de muestreo) para todos los individuos capturados. Para el cálculo solo se tomaron en cuenta aquellos individuos que potencialmente podían ser reubicados al menos durante un año entero (i.e., no se incluyeron los individuos capturados por primera vez durante el último año). Analizando las historias de captura se calcularon porcentajes de reubicación (i.e., qué porcentaje de los individuos marcados eran

reubicados alguna vez) tanto a lo largo de todo el estudio (porcentajes totales de reubicación) como dentro y entre estaciones (del mismo o diferente año). El objetivo de interés es caracterizar los patrones anuales generales y no su variación interanual por lo que tanto para el cálculo del recambio de individuos entre la estación reproductiva y no reproductiva como para el de la fidelidad al territorio aquellos individuos presentes en más de un año fueron considerados como independientes. En todos los casos, se consideraron reubicaciones tanto aquellas realizadas a través de recapturas con redes de niebla como por reavistajes de individuos anillados con color. Esto podría subestimar los valores de reubicación para las subespecies que no fueron anilladas con anillos de color (ver MUESTRO DE AVES). Sin embargo, durante todo el estudio sólo en tres ocasiones se observaron en el campo individuos de estas subespecies con anillos de aluminio. Los análisis para individuos adultos y juveniles fueron realizados separadamente, y aquellos pocos juveniles que permanecieron en el área fueron incluidos como adultos luego de pasado un año de su primera captura.

Resultados

Durante los 5 años del estudio y para las cuatro especies estudiadas se capturaron 1609 individuos diferentes y se contabilizaron un total de 2029 capturas con las redes de niebla. Estacionalmente, se realizaron un promedio de 735.2 ± 18.5 horas de red y 51.3 ± 5.4 horas de búsqueda (Tabla 1). Finalmente, a partir de esos datos se construyeron 1058 y 210 historias de capturas para los individuos adultos y juveniles, respectivamente.

Poospiza ornata estuvo presente casi exclusivamente durante la estación reproductiva (primavera y verano), mientras que *Zonotrichia capensis australis* y *Z. capensis choraules* estuvieron presentes sólo durante la estación no reproductiva (otoño e invierno - Tabla 1). Un pequeño porcentaje del total de aves anilladas fueron reubicadas entre estaciones diferentes de un mismo año (*P. ornata*: 0.5%, *Z. capensis australis*: 2.6% y *Z. capensis choraules* 6.9%) o años diferentes (*P. ornata*: 0%, *Z. capensis australis*: 2.2% y *Z. capensis choraules* 3.4%). En cuanto a la residencia incluyendo la misma estación de la captura (i.e.,

primavera ó verano para *P. ornata* y otoño ó invierno para las otras dos subespecies) se observó un sedentarismo mayor para *P. ornata* (5.0%) y *Z. capensis choraules* (5.4%) que para *Z. capensis australis* (3.0%). Para los juveniles de *P. ornata* no se registraron recapturas ni reubicaciones entre períodos ó años, pero dentro del período de muestreo la residencia fue más alta que para los adultos (9.3%).

Poospiza torquata, *Saltatricula multicolor* y *Z. c hypoleuca* estuvieron presentes a lo largo de todo el año (Tabla 1). Se encontró un mayor porcentaje total de individuos adultos reubicados para *S. multicolor* (34.4%) que para *P. torquata* (21.9%) y *Z. capensis hypoleuca* (11.8%). Sin embargo, al excluir a aquellos individuos que nunca fueron reubicados (i.e., individuos “de paso”) y calcular entre los restantes (i.e., individuos reubicados al menos una vez) el porcentaje de individuos reubicados más de una vez, los porcentajes fueron más altos y similares entre especies (*S. multicolor*: 65.6%, *P. torquata*: 43.1%, y *Z. capensis hypoleuca*: 63.5%). Para *P. torquata* y *Z. capensis* un bajo porcentaje de los individuos presentes durante la estación no reproductiva se reubican en el área durante la siguiente estación reproductiva (Fig. 2a). En cambio, es más común que los individuos presentes durante la estación reproductiva permanezcan en el área también durante el otoño y el invierno (Fig. 2a). En *S. multicolor*, el recambio de individuos es más similar entre la estación reproductiva y no reproductiva (Fig. 2a).

Teniendo en cuenta sólo a aquellos individuos poseedores de territorios al menos durante un año, se observó un recambio de individuos entre la estación reproductiva y no reproductiva mucho menor y los valores fueron similares para las tres especies (Fig. 2b). Para estos individuos se encontró una alta fidelidad interanual al territorio a lo largo del estudio (*S. multicolor*: 65.1% [n = 43]; *P. torquata*: 73.5% [n = 34]; y *Z. capensis hypoleuca*: 66.7% [n = 39]).

La presencia de juveniles ocurrió principalmente durante el verano y fue variable interanualmente (Tabla 2). Para *S. multicolor*, el 12.0% de los juveniles fue visto alguna otra vez luego de su primera captura, pero sólo el 4.0% (dos individuos) fue reubicado con más de un año de edad (i.e., al menos al año siguiente de su primera captura). Estos últimos dos individuos eran hembras que fueron registradas con territorio al menos durante una de las estaciones reproductivas. En el caso de *P. torquata*, el 6.5% de los juveniles fueron

reubicados luego de su primera captura pero ninguno de ellos más allá del primer año. Para *Z. capensis hypoleuca* solo uno de los juveniles capturados (2.6%) fue reubicado alguna vez (durante la estación no reproductiva de su primer año de vida).

Discusión

Los resultados del presente Capítulo muestran que las especies granívoras de la porción central del desierto del Monte se diferencian entre sí en cuanto a su presencia, abundancia y porcentaje de reubicaciones a lo largo de los años. Se encontró un rango continuo en los movimientos de sus individuos, que va desde el sedentarismo hasta el nomadismo. Las especies migratorias (*P. ornata*, *Z. capensis choraules* y *Z. capensis australis*) tuvieron porcentajes de reubicaciones relativamente bajos (en comparación con las especies residentes), tanto dentro de la estación en que estuvieron presentes como entre años. En el caso de las reubicaciones dentro de la estación, *P. ornata* y *Z. capensis choraules* mostraron valores que casi duplican los de *Z. capensis australis*. Teniendo en cuenta que *P. ornata* nidifica en el área cabe esperar esta mayor residencia en el sitio. *Z. capensis australis* es una subespecie migradora de larga distancia mientras que *Z. capensis choraules* es citada como residente o migradora de distancias cortas (Chapman 1940, King 1974), por lo que la diferencia de valores en la residencia de estas subespecies (tanto dentro de la estación como entre años) podría deberse a distintos grados de movilidad de los individuos ligados a diferentes estrategias migratorias. Muchos de los individuos de *Z. capensis australis* podrían estar de paso hacia zonas de invernada más al norte, mientras que los individuos de *Z. capensis choraules* pueden estar moviéndose más localmente. La gran cantidad de individuos de *Z. capensis australis* que se anillaron en el área (230 vs. 87 de la otra subespecie) también coincide con la idea de que muchas de estas aves estén de paso. Trabajos previos sugieren a *P. ornata* como una especie nómada por la gran variación interanual de su abundancia, asociada a la abundancia de semillas, y porque se ausenta del área durante algunas estaciones reproductivas (Marone 1992a, Blendinger 2005, Cueto *et al.* 2008). A pesar del carácter local de este trabajo, su baja fidelidad al sitio de reproducción apoyaría esta hipótesis. Por otro

lado, los juveniles de esta especie mostraron una mayor persistencia que los adultos dentro de la estación. Esto se ha observado en otras especies nómades, en las que los adultos brindan un menor tiempo de cuidado parental que el de las especies residentes y abandonan el área antes que los juveniles (Dean 2004).

Las especies residentes se diferenciaron entre sí en el grado de persistencia de sus individuos, pero al excluir del análisis a aquellos individuos nunca reubicados la persistencia fue similar. Para *S. multicolor*, el bajo recambio de individuos entre la estación reproductiva y no reproductiva, junto con la poca variación estacional de su abundancia indica que los individuos de esta especie son residentes a lo largo de todo el año. Algunos trabajos para la especie realizados en otros puntos de su distribución sugieren desplazamientos estacionales (Brooks 1997, Delhey & Scorolli 2002) a diferencia del carácter residente que se da a la especie en la porción central del desierto del Monte (e.g., Lopez de Casenave 2001, Blendinger 2005). Para *Z. capensis hypoleuca* y *P. torquata* se observó una gran incorporación de individuos nuevos durante el otoño y el invierno. Esta variación estacional en su abundancia ya había sido documentada en el área de estudio, postulándose que se podría estar tratando de migraciones parciales (Marone 1992a). El bajo recambio de individuos desde la estación no reproductiva hacia la reproductiva y la alta persistencia en el sitio durante sucesivas primaveras de los individuos territoriales indicarían que esos nuevos individuos no se estarían incorporando a la población residente. En este caso, entonces, se trataría de dos poblaciones diferentes: una migratoria que llega al sitio durante el otoño y abandona el área antes de la primavera, y otra residente que permanece en el sitio durante todo el año. La migración parcial intra-poblacional es aquella en la que algunos individuos de una misma población migran y otros no, mientras que la migración parcial poblacional implica que algunas de las poblaciones de una especie migran mientras otras se comportan como residente (Jahn *et al.* 2006). Para estas especies, entonces, se estaría frente a un escenario de migración parcial poblacional. Dado que el área de estudio en la que se trabajó es mucho menor al rango de movimiento que pueden tener estas aves, podría darse también que el gran número de individuos nuevos que ingresan al sitio se esté dando por movimientos locales, sobre todo conociendo que estas aves suelen alimentarse en bandadas numerosas y muy móviles durante el invierno (Marone 1992a, obs. pers.). En el caso de *P. torquata*,

a pesar de observar numerosas bandadas alimentándose en el sitio era raro reubicar individuos adultos residentes lejos de la grilla durante la estación no reproductiva (ver CAPÍTULO 3). Para *Z. capensis hypoleuca*, en cambio, en varias ocasiones se observaron individuos adultos marcados (identificados como territoriales durante la estación reproductiva) en zonas alejadas del sitio de muestreo durante la estación no reproductiva (ver CAPÍTULO 3). Sin embargo, no se registraron eventos del caso contrario (i.e., ver animales marcados por fuera del sitio durante la estación reproductiva). Esto hace suponer que si bien existen movimientos locales, estos no alcanzarían para explicar la gran incorporación de individuos durante el otoño-invierno y su baja recaptura en temporadas sucesivas. Igualmente, para diferenciar claramente entre movimientos locales y regionales serían necesarios más estudios que contemplen diferentes sitios de muestreo y el movimiento de las aves entre ellos.

En cuanto a los juveniles de las especies residentes, los valores de recaptura fueron muy bajos, sugiriendo que o bien tienen una mortalidad más elevada que los adultos o bien abandonan el área antes del otoño y no regresan. Varios trabajos en otras especies de passeriformes documentan una mayor mortalidad entre los juveniles que entre los adultos (e.g., Saether *et al.* 1999, Perkins & Vickery 2001, Lehnen & Rodewald 2009) pero, dado el bajo número de recapturas para los juveniles de las especies en estudio, la diferencia entre esos parámetros no puede ser estimada (ver CAPÍTULO 5). Para el caso de *Z. capensis*, trabajos realizados en zonas tropicales documentan también una baja persistencia de juveniles, atribuyéndola en gran medida a la dispersión, ya que los juveniles son no territoriales y en general se mueven en busca de nuevas áreas donde establecerse o llenar “espacios vacíos” dentro del grupo territorial de adultos en el que nacen (Miller & Miller 1968, Handford 1980). Para poblaciones de *Z. capensis* más australes o de las otras especies en estudio, no existen hasta el momento trabajos que documenten la dinámica de los juveniles. En el caso de *S. multicolor*, era común observar durante el verano grupos pequeños compuestos únicamente por juveniles. También, en dos ocasiones, fueron observadas interacciones agresivas entre individuos adultos e individuos juveniles que se encontraban dentro de sus territorios. En el caso de *P. torquata* no se observaron estos comportamientos, pero la única observación de un individuo anillado en un

jarillal próximo al sitio de muestreo (Guerra Navarro, com. pers.) fue de un individuo capturado como subadulto. Estas observaciones, junto con la alta fidelidad al territorio de los adultos de todas las especies, evidenciarían una alta dispersión de los juveniles (Greenwood & Harvey 1982, Wheel Wright & Mauk 1998, Fajardo *et al.* 2009).

El complejo rango de movimientos encontrado es similar a los citados para otras aves granívoras de ambientes de baja productividad, como los pastizales y semi-desiertos de Norteamérica. Se han citado especies con poblaciones residentes y migratorias sin un influjo de individuos entre ellas (e.g., *Ammodramus savannarum*, Pulliam & Parker 1979), especies regionalmente móviles pero localmente sedentarias durante el invierno (e.g., *Pooecetes gramineus*, Gordon 2000) y en su mayoría especies residentes (Dean 2004). A nivel comunitario (y escala regional), la coexistencia de numerosas especies se podría dar por un compromiso entre la eficiencia en explorar nuevos ambientes, mayor para las especies más móviles, y de explotar ambientes conocidos, mayor para las residentes (Brown 1989, Tilman 1994). En la porción central del desierto del Monte, a pesar de su alta variabilidad interanual en las precipitaciones (Lopez de Casenave 2001) y la heterogeneidad espacial y temporal en la abundancia de semillas (Marone & Horno 1997, Marone *et. al.* 1998, Milesi 2006), que supondrían un ambiente impredecible donde la mejor estrategia sería la de una gran movilidad, una estrategia sedentaria parece ser también altamente viable. Estos resultados apoyan la idea de que los movimientos de un individuo no son un simple reflejo de la distribución de sus recursos, sino una respuesta compleja (Roshier 2008).

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Víctor Cueto por sus valiosos comentarios que ayudaron a mejorar la calidad de versiones previas de este Capítulo. También agradezco la ayuda de Víctor Cueto, Javier Lopez de Casenave, Carolina Guerra Navarro, Fernando Milesi, Mariela Lacoretz y Eugenia Herwig durante el muestreo con redes de niebla y la búsqueda de individuos anillados.

Tabla 1 – Número de individuos adultos capturados por primera vez en el período y reubicados de otros períodos (entre paréntesis) para cada muestreo estacional de 6 días con 30 redes de niebla desde la primavera de 2004 hasta el invierno de 2009. Se muestran además las horas por red de muestreo (HR) y las horas por persona de búsqueda (HB). ZOCA: *Zonotrichia capensis* (ZOCAa: *Z. capensis australis*, ZOCAc: *Z. capensis choraules* y ZOCAh: *Z. capensis hypoleuca*), POOR: *Poospiza ornata*, SAMU: *Saltatricula multicolor*, y POTO: *Poospiza torquata*.

	ZOCAa	ZOCAc	POOR	SAMU	POTO	ZOCAh	HR	HB	
PRIM	2004		4	5	3	8	675	50	
	2005		6	6 (7)	14 (6)	34 (6)	835	64	
	2006		10	3 (16)	7 (18)	12 (16)	765	135	
	2007		8	6 (11)	8 (9)	11 (12)	855	61	
	2008		18	5 (10)	7 (5)	6 (9)	765	41	
VER	2005		8	8 (2)	14	11 (1)	615	58	
	2006		26	13 (7)	19 (7)	30 (7)	645	25	
	2007		108 (1)	4 (12)	9 (8)	8 (3)	593	48	
	2008		27	3 (9)	5 (9)	10 (10)	765	58	
	2009		3	4 (8)	13 (8)	2 (6)	645	33	
OTO	2005	24	23		6 (5)	28 (2)	76 (1)	660	41
	2006	66	20		9 (8)	20 (13)	47 (3)	750	53
	2007	(3)†	†		4 (5)	15 (10)	31 (6)	780	43
	2008	45	19	3	13 (6)	18 (8)	57 (3)	705	37
INV	2005	24	4		1 (7)	25 (6)	81 (8)	780	63
	2006	40 (1)	5 (2)		5 (11)	37 (10)	50 (20)	720	57
	2007	10 (1)	9 (1)		1 (9)	3 (10)	14 (7)	825	31
	2008	18 (1)	7 (3)		4 (9)	12 (8)	55 (28)	870	42
	2009					2 (2)	9 (4)	720	34
Total	230*	87*	221*	100*	254*	552*	13959	974	

† Durante este período de muestreo los individuos de *Z. capensis australis* y *Z. capensis choraules* no fueron identificados como diferentes (sí se diferenciaron de *Z. capensis hypoleuca*). Esos individuos no fueron incluidos en el análisis y sólo se muestra el número de recapturas (durante el período se capturaron 49 individuos de estas dos subespecies).

* Número total de individuos adultos diferentes capturados a lo largo de todo el estudio

Tabla 2 – Número de individuos juveniles capturados por primera vez en el período para cada muestreo durante la primavera (P), el verano (V) y el otoño (O) desde 2004 hasta 2009. El número de reubicaciones de individuos marcados por primera vez como juveniles se muestra entre paréntesis. Para el esfuerzo de muestreo y acrónimos ver Tabla 1.

		SAMU	POTO	ZOCAh	POOR
2004-2005	P	3	2	2	3
	V	2	2	2	9
	O	(1)	(1)		
2005-2006	P				
	V	4	8	3	9
	O	(1)			
2006-2007	P	(2)			
	V	25 (2)	29	25	33
	O		(1)	1 (1)	
2007-2008	P	1 (1)	4	3	
	V	14 (1)	17	3	13
	O	1 (3)			
2008-2009	P	(3)			
	V	13	10	2	9
Total*		63	72	41	68

* Número total de individuos diferentes capturados como juveniles a lo largo de todo el estudio.

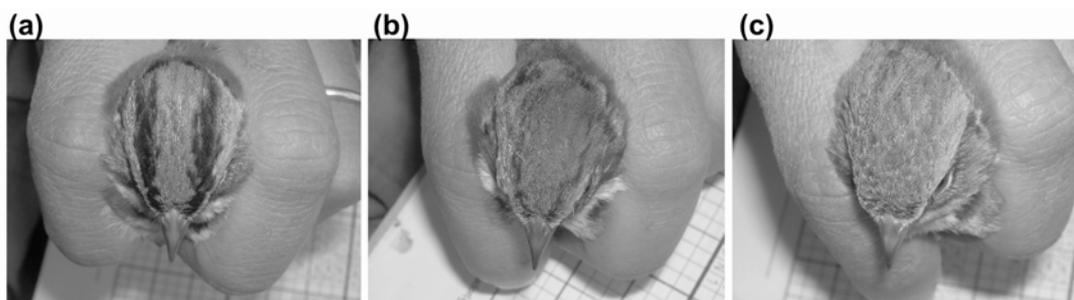


Figura 1 – Patrón característico del plumaje de la cabeza de las tres subespecies de *Zonotrichia capensis* presentes en el área de estudio. Se indican el rango del peso (en gramos) y el largo del ala (en milímetros), su promedio y desvío estándar (entre paréntesis) y el número de individuos capturados en otoño (2005 y 2006) e invierno (2005-2008) usados para obtener esas estimaciones (n). (a) *Z. capensis hypoleuca* [peso: 14.50-22.50 (17.81 ± 1.14), largo del ala: 65 -82 (73.63 ± 3.12 , n = 374)], (b) *Z. capensis choraules* [peso: 16.75-23.00 (19.81 ± 1.52), largo del ala: 71-88 (77.73 ± 3.12), n = 86], y (c) *Z. capensis australis* [peso: 15.25-25.00 (19.14 ± 1.82), largo del ala: 70-85 (77.4 ± 3.02), n = 228].

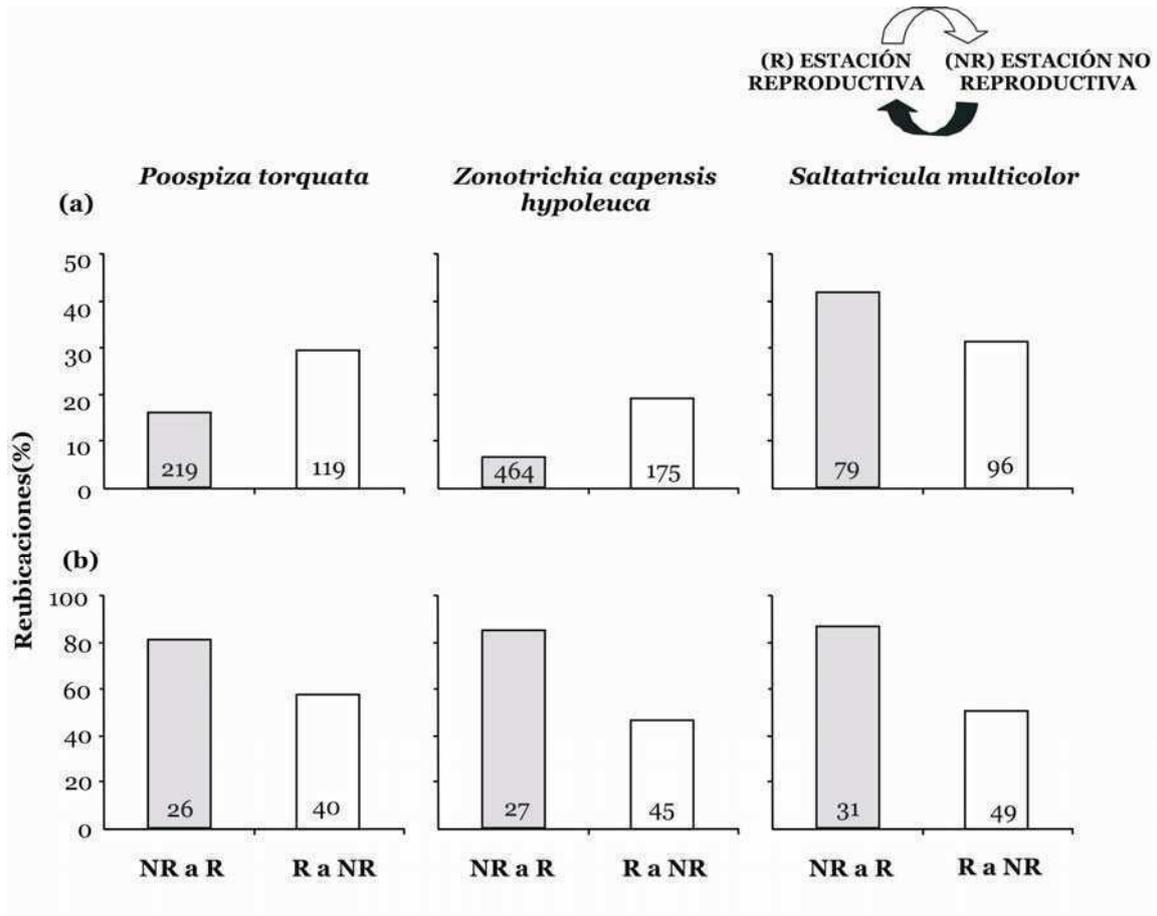


Figura 2 – Recambio estacional de individuos para tres especies de aves granívoras residentes del Monte central desde la estación reproductiva 2004-2005 hasta la no reproductiva de 2009. Porcentaje de los individuos presentes durante la estación no reproductiva que fueron reubicados durante la siguiente estación reproductiva (NR a R – barras grises), e individuos presentes durante la estación reproductiva que fueron reubicados durante la siguiente estación no reproductiva (R a NR – barras blancas). (a) Teniendo en cuenta todos los individuos adultos capturados y (b) solo aquellos que fueron registrados como poseedores de territorios al menos durante una estación reproductiva a lo largo del estudio. Se indican, en la base de cada barra, el número de individuos a partir del cual se calculó cada porcentaje. Notar las diferentes escalas para (a) y (b).

CAPÍTULO 3

USO DEL ESPACIO Y TERRITORIALIDAD DE LAS AVES GRANÍVORAS EN EL MONTE CENTRAL



CAPÍTULO 3: Uso del espacio y territorialidad de las aves granívoras en el Monte central

RESUMEN

En este Capítulo se presenta información acerca del uso del espacio de las aves granívoras, su comportamiento territorial y las posibles implicancias en la limitación de sus poblaciones. Durante la estación no reproductiva ninguna de las tres especies defendió sus áreas de acción y en dos de ellas (*Poospiza torquata* y *Zonotrichia capensis*) las áreas usadas fueron mayores que durante la estación reproductiva. En la época reproductiva las tres especies defendieron territorios usados para todas sus actividades mediante persecuciones y emitiendo cantos desde perchas altas y expuestas. El tamaño de los territorios varió entre especies, de acuerdo a lo esperado por sus diferentes dietas, tamaños y sitios de nidificación. El tamaño de los territorios para *Saltatricula multicolor* y *Z. capensis* fue significativamente menor durante la estación reproductiva de mayor producción de semillas (2006-07). Si bien la escala espacial del estudio es pequeña y los resultados deben ser tomados con cautela para ser extrapolados, ciertas evidencias encontradas como la defensa activa de los territorios, la saturación del ambiente y la presencia de *floaters* sugieren que la abundancia de individuos reproductivos en estas aves durante la estación reproductiva podría estar limitada por el espacio, dado su comportamiento territorial.

Palabras clave: Ñacuñán, desierto del Monte, aves granívoras, uso del espacio, territorios, perchas de despliegue, limitación poblacional

CHAPTER 3: Space use and territoriality of granivorous birds in the central Monte desert

ABSTRACT

This Chapter shows information about the seasonal use of space by granivorous birds, their territorial behavior and its possible implication on the limitation of these populations. No species defended home ranges during the non-breeding season, and for two of them (*Poospiza torquata* and *Zonotrichia capensis*) the areas used were bigger than during the breeding season. During the breeding season all species defended territories, used for all of their activities, through persecutions of intruders and singing from high and exposed song posts. The size of the territories varied among species, according to their different diets, sizes, and nesting sites. *Saltatricula multicolor* and *Z. capensis* reduced the size of their territories during the breeding season with high seed production (2006-07). Although the spatial scale of the study is small and the results should be taken with caution before extrapolation, strong evidences such as the active defense of territories, the saturation of the environment and the presence of floaters suggest that the abundance of reproductive individuals in these birds' local population may be limited by its territorial behavior during the breeding season.

Key words: Ñacuñán, Monte desert, granivorous birds, space use, territories, song posts, population limitation

CAPÍTULO 3

USO DEL ESPACIO Y TERRITORIALIDAD DE LAS AVES GRANÍVORAS EN EL MONTE CENTRAL

El uso del espacio por las aves es el resultado de respuestas individuales a varias características del ambiente (e.g., distribución del alimento, cobertura vegetal, presencia de otros individuos) que pueden tener consecuencias en procesos ecológicos a niveles superiores, como ser la distribución de las especies y la abundancia de las poblaciones (Brown & Orians 1970). A su vez, el tipo de actividades que desarrolla un individuo puede tener efecto en la forma en que el espacio es usado. Por ejemplo, durante la estación reproductiva las aves están más restringidas por sus requerimientos de encontrar pareja y nidificar, mientras que durante la estación no reproductiva el uso del espacio estaría más influenciado por la abundancia y distribución del alimento (Hutto 1985, Block & Brennan 1993). La ausencia de actividades reproductivas libera a muchas especies para moverse dentro de la protección de una bandada o tener estilos de vida solitarios y vagabundos (Brown *et al.* 2000).

Dos conceptos ayudan a describir el uso del espacio en las aves y otros organismos: las áreas de acción (*home range*) y los territorios. El área de acción es comúnmente definida como el área usada por el individuo en sus actividades normales de adquirir alimento, pareja y criar a su progenie, sin referencia a la defensa o reacción ante la intrusión de otros individuos (Burt 1943, Brown & Orians 1970). El término territorio, en cambio, es usualmente definido como cualquier área defendida; es decir, un espacio acotado donde el individuo exhibe una conducta agresiva y que contiene recursos limitantes que valen el costo de su defensa (Noble 1939, Brown & Orians 1970). En las aves este comportamiento es muy conspicuo, manifestándose con despliegues, persecuciones y vocalizaciones

distintivas (Newton 1998). El territorio de un individuo puede estar circunscripto a un área limitada dentro de su área de acción, donde se realizan algunas de las actividades, o puede extenderse abarcando toda el área de la misma (Nice 1941, Brown & Orians 1970). El tamaño de los territorios varía considerablemente entre las especies de aves (Schoener 1968). Incluso puede variar dentro de una misma especie, reflejando por ejemplo cambios temporales o espaciales en la calidad del hábitat (Brown 1969, Schoener 1968, Adams 2001). Esto sugiere que cuando se alcanza un tamaño mínimo de territorio y el ambiente se encuentra saturado ya no es posible un mayor aumento en el tamaño de la población reproductiva, recalcando la importancia del estudio del uso del espacio para comprender los mecanismos detrás de la limitación de las poblaciones (Brown 1969, Fretwell & Lucas 1970, Wiens *et al.* 1985). En los casos en que el ambiente se encuentra saturado es común observar individuos adultos (comúnmente machos) que, imposibilitados de ocupar un área de forma permanente, se mueven entre los territorios de otros individuos buscando oportunidades para copular con la hembra de la pareja territorial o establecerse en sitios vacantes que puedan generarse (denominados *floaters*, Brown 1969, Smith 1978).

En la porción central del desierto del Monte varios estudios brindaron información de los patrones y mecanismos del uso del espacio estacional de las aves granívoras a diferentes escalas. Se ha establecido que la abundancia de semillas es importante en el uso del espacio de las aves a escala de paisaje (Marone 1991). En cambio, la vegetación sería más influyente a una escala menor (escala de hábitat), donde las aves granívoras son más abundantes en los algarrobales que en los jarillales durante la estación reproductiva (Marone *et al.* 1997). También, a escala de microhábitat, se ha estudiado la selección de sitios de nidificación (Mezquida 2003) y de alimentación (Milesi *et al.* 2008) en relación a la estructura de la vegetación. A escalas intermedias es menos lo que se conoce acerca del comportamiento del uso del espacio de estas aves, y sólo se tiene información acerca de que la distancia a la cobertura de algarrobos sería influyente en la selección de sitios de alimentación, en especial durante la estación reproductiva (Milesi *et al.* 2008). El estudio del uso del espacio y su variación estacional a escalas intermedias puede brindar información relevante para tratar de entender el uso del espacio de estas especies a otras escalas.

Además, el conocimiento del comportamiento territorial de estas especies, la distribución espacial de sus territorios y su estabilidad temporal es esencial para evaluar su implicancia en la limitación de estas poblaciones.

El objetivo general de este Capítulo es presentar información acerca del uso del espacio de las aves granívoras y su comportamiento territorial. Numerosas preguntas forman parte de este objetivo general, a saber: (1) ¿Es diferente el uso del espacio de las aves granívoras en la estación reproductiva que en la no reproductiva? (2) ¿Cómo es la selección de perchas de despliegue territorial? (3) ¿Cómo es la distribución espacial y el tamaño de los territorios? (4) ¿Varían dentro y entre estaciones reproductivas? (5) ¿Puede el comportamiento territorial de estas aves jugar un papel importante en la limitación de sus poblaciones?

Métodos

ESTACIÓN REPRODUCTIVA VS. NO REPRODUCTIVA

Desde la primavera de 2004 hasta el invierno de 2009 (excepto el otoño de 2009) se procedió a la búsqueda sistemática de individuos marcados con anillos de color dentro de una parcela de 10 ha (200 x 500 m) dividida en cuadrantes de 25 m de lado, marcados con cintas de color y tarjetas numeradas para facilitar la ubicación espacial de los individuos en el campo (ver detalle del muestreo y las horas de búsqueda de cada estación en el CAPÍTULO 2).

Los hábitos menos conspicuos y la mayor movilidad de los individuos durante la estación no reproductiva (ver CAPÍTULO 2) no permitieron un número de reubicaciones por individuo suficiente como para la estimación del área que utilizan. Para caracterizar el uso del espacio, entonces, en lugar de trabajar con áreas se utilizó, para ambas estaciones, la mayor distancia entre reubicaciones de cada individuo como un estimador del área mínima utilizada. Para ello, se ubicaron en mapas de la grilla las reubicaciones de individuos marcados durante la estación reproductiva (primavera y verano) y no reproductiva (otoño e invierno) para cada año de muestreo. Luego, se midió la máxima distancia, en línea recta, de entre todas las reubicaciones de un mismo individuo en cada uno de los mapas realizados. Para comparar las distancias máximas entre

reubicaciones de las distintas especies entre la estación reproductiva y la no reproductiva se realizó un ANOVA de dos factores, siendo uno de ellos la estación (con 2 niveles: reproductiva y no reproductiva) y el otro la especie de ave (con 3 niveles: *Poospiza torquata*, *Saltatricula multicolor* y *Zonotrichia capensis hypoleuca* – de aquí en más a lo largo de este capítulo *Zonotrichia capensis*), con comparaciones a posteriori para diseños desbalanceados (Tukey-Kramer, Zar 1996). Para este análisis, las observaciones de distintos años para un mismo individuo fueron consideradas como independientes.

SELECCIÓN DE PERCHAS DE DESPLIEGUE

Se consideró una percha de despliegue al sitio donde un ave que estaba cantando se encontraba perchada. Para cada ave que se encontró cantando dentro de la parcela se registró su especie, la especie y la altura (Ht, Fig. 1.A) de la planta sobre la que el ave estaba perchada y la altura de la percha (Hp, Fig. 1.A). También, se asignó al ave una categoría de exposición como baja, media o alta, correspondiendo respectivamente a la parte interna, intermedia o periférica del follaje de la planta en que se encontraba perchada (Fig. 1.A). Además, se determinó la altura relativa de la percha de despliegue teniendo en cuenta la altura total de la planta, estableciéndose cuatro categorías: inferior, media-inferior, media-superior y superior (Fig. 1.A).

Se utilizó la prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrado para poner a prueba las hipótesis nulas de que las distribuciones de frecuencias observadas de especies de planta y alturas de percha usadas por cada especie de ave son iguales a las distribuciones esperadas según la cobertura de las especies vegetales y el perfil de altura de la vegetación, respectivamente. Para esto se realizó un muestreo de cobertura horizontal y vertical de la vegetación que consistió en registrar las especies de plantas que tocaban una vara vertical (graduada cada 25 cm) posicionada en 189 puntos dentro de la parcela. La ubicación de los puntos se determinó con una orientación y una distancia al azar (entre 0 y 12 m) medidas a partir de cada una de las marcas (cintas de color y tarjetas numeradas) ubicadas en los vértices de los cuadrantes de 25 metros de lado dentro de la parcela. También, se pusieron a prueba las hipótesis nulas de que las frecuencias observadas de exposición y altura relativa del ave al realizar el despliegue son iguales a las esperadas por azar, asignando a cada categoría de exposición y altura

relativa la misma probabilidad de ser ocupadas (i.e., 0.33 para cada exposición y 0.25 para cada altura relativa). Los datos sucesivos pertenecientes a un mismo individuo (datos secuenciales) fueron tratados como un único registro al determinar las frecuencias de uso de las distintas variables, dado que pueden no ser independientes por estar correlacionados temporalmente (Wiens *et al.* 1987). Si, por ejemplo, se registraban N observaciones consecutivas de un mismo individuo, cada observación contribuyó $1/N$ a la frecuencia total. De esta manera, todas las observaciones del individuo contribuyen $\Sigma 1/N = 1$ a la frecuencia de cada una de las variables (Airola & Barrett 1985).

UBICACIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE LOS TERRITORIOS

Durante las estaciones reproductivas 2006-07 y 2007-08 se localizaron a las aves que se encontraban realizando despliegues territoriales (i.e., interacciones agresivas o cantos) y sus ubicaciones fueron graficadas en un mapa de la parcela (ver ejemplo del mapeo de un territorio en Fig. 1.b). Todas las ubicaciones de individuos cantando (sucesivas o no) y fueron tenidas en cuenta para el mapeo de los territorios. La identificación de la mayoría de los individuos con anillos de color, pero sobre todo el registro de los cantos simultáneos, facilitó la delimitación de los territorios. Si bien se utilizó la identificación de individuos anillados para determinar la posesión del territorio, sólo aquellos registros en los que el ave se encontraba cantando fueron usados para el mapeo. Las áreas por fuera de la parcela no fueron muestreadas tan intensamente como su interior. Por ello, para el cálculo de las áreas de los territorios con alguna porción por fuera de la parcela sólo se tuvo en cuenta aquellos territorios de los cuales se tuviera certeza de su límite, por haber registrado interacciones agresivas u otros individuos marcados en sus inmediaciones. Además, sólo aquellos territorios con al menos 10 registros fueron tenidos en cuenta.

El mapa de la parcela y las reubicaciones fueron georreferenciados con el programa Cartalinx 1.2 (Clark Labs 1999) e incorporadas al sistema de información geográfica (SIG) en Arcview 3.3 (ESRI 2002). Las áreas y los límites de los territorios fueron calculados como el Mínimo Polígono Convexo (MPC) usando las extensiones *Animal movement* (Hooge & Eichenlaub 1997) y *Spatial Analyst* (ESRI 2000). El MPC es un polígono cuyos ángulos internos no superan los 180 grados y se construye conectando los puntos más externos de un

determinado conjunto de datos (Barg *et al.* 2005). El polígono es llamado “mínimo” porque es el área del polígono convexo más pequeño que contiene a todas las ubicaciones (Worton 1987). Para comparar las áreas promedio de los territorios entre las tres especies se realizó un ANOVA de un factor (especie), con comparaciones a posteriori para diseños desbalanceados (Tukey-Kramer, Zar 1996). Dado el bajo número de territorios mapeados, la comparación de sus áreas entre las estaciones reproductivas 2006-07 y 2007-08 para cada especie se realizó mediante una prueba no paramétrica de permutación para dos muestras independientes (Siegel & Castellan Jr. 1988). Para estos análisis, las observaciones de distintos años para los individuos que permanecieron en el área fueron consideradas como independientes.

Resultados

ESTACIÓN REPRODUCTIVA VS. NO REPRODUCTIVA

Las distancias máximas entre reubicaciones de un mismo individuo difirieron entre especies y estaciones. La distancia promedio entre reubicaciones durante la estación reproductiva no difirió entre las especies, pero fue mayor para *Z. capensis* durante la estación no reproductiva (Fig. 2). Además, *P. torquata* y *Z. capensis* presentaron distancias promedio menores durante la estación reproductiva que durante la no reproductiva (Fig. 2).

Aunque no fueron cuantificadas de manera sistemática, las actividades realizadas por las aves fueron distintas entre estaciones. Durante la estación reproductiva las tres especies de aves cantaron, defendiendo activamente las áreas fijas en las que eran reubicadas (territorios) y se alimentaron dentro del territorio que defendían. En varias oportunidades se vio a alguno de los individuos de la pareja o a ambos recolectando alimento para los pichones y alimentando a los juveniles fuera del nido, y a algunos machos de *P. torquata* y *S. multicolor* alimentando a sus parejas también dentro de estas áreas. En cambio, en pocas oportunidades fueron reubicados individuos por fuera de las áreas defendidas, y en general cuando esto ocurría se registraban interacciones agresivas con otros individuos.

Durante la estación no reproductiva no se registraron individuos de *S. multicolor* ni *P. torquata* cantando. En algunas pocas ocasiones se registraron individuos de *Z. capensis* cantando pero en ninguna de ellas se trató de individuos marcados, ni se reconocieron áreas consistentes con individuos cantando (incluso la identidad subespecífica de los individuo no pudo ser claramente establecida). Durante este período del año se registraron individuos diferentes a los individuos normalmente reubicados durante la estación reproductiva para las tres especies. Para *S. multicolor*, los individuos reubicados eran en general solitarios o acompañados de las mismas parejas con las que eran vistos durante la estación reproductiva. En menos oportunidades eran reubicados en bandadas mixtas o exclusivas, pero siempre dentro de las mismas áreas que defendían durante la estación reproductiva. Para *P. torquata*, cuando los individuos reubicados se encontraban solos, se hallaban en general dentro de las mismas área que defendían durante la estación reproductiva, pero era muy frecuente encontrarlos alimentándose de semillas en bandadas mixtas o exclusivas en otras ubicaciones de la parcela. Además, era muy común reubicar individuos alimentándose de exudados de *Prosopis flexuosa* también por fuera de las áreas que defendían durante la estación reproductiva. Sólo en dos oportunidades fueron reubicados individuos en la parcela y en el bebedero de la estación biológica (a más de 300 m) durante una misma estación no reproductiva. Para *Z. capensis*, en cambio, lo más frecuente era reubicar individuos alimentándose en bandadas en toda la extensión de la parcela y en muchas oportunidades (22) los individuos fueron reubicados en la parcela y en el bebedero de la estación biológica durante la misma estación no reproductiva. Además, en dos oportunidades fueron reubicados individuos marcados de esta especie en una aguada ubicada a más de 2 km de la parcela.

SELECCIÓN DE PERCHAS DE DESPLIEGUE

La altura promedio desde la cual las aves emitían sus vocalizaciones no difirió entre especies (ANOVA: $F_{2, 417} = 1.35$, $p = 0.260$; Promedio \pm E. E. = 3.81 ± 0.07 m). Además, las tres especies de aves mostraron un patrón similar en cuanto al uso de las especies de plantas y la altura donde realizaron los despliegues. *Prosopis flexuosa* fue la especie de planta más seleccionada como percha, mientras que *Larrea divaricata* fue mucho menos usada que lo esperado según

su disponibilidad (Fig. 3.A). Además, las tres especies seleccionaron para cantar las perchas más altas del perfil de altura de la vegetación (Fig. 3.B) y la zona superior de las especies de plantas usadas para percharse (Fig. 4.B). En cuanto al grado de exposición, las tres especies se expusieron diferente a lo que se esperaría por azar, evitando cantar en las zonas más internas de la vegetación (Fig. 4.A). Los individuos de *Z. capensis* y *S. multicolor* seleccionaron principalmente las perchas más expuestas localizadas en la periferia de las plantas, mientras que *P. torquata* seleccionó preferentemente las perchas ubicadas en las zonas de exposición media del follaje (Fig. 4.A).

UBICACIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE LOS TERRITORIOS

Se mapearon un total de 9 territorios para *P. torquata* (Fig. 5.a), 11 para *S. multicolor* (Fig. 5.b) y 14 para *Z. capensis* (Fig. 5.c). En general, la mayor actividad de defensa (i.e., cantos e interacciones agresivas) era registrada durante la primavera. Para *P. torquata* y *S. multicolor* las reubicaciones de los individuos durante el verano (cantando o no) se daban dentro de los límites de las áreas registradas durante la primavera. En el caso de *Z. capensis*, en cambio, la ubicación y ocurrencia de los territorios era diferente durante los muestreos de primavera y los de verano. Durante el verano, aunque se podían seguir reubicando algunos individuos en la misma área en que eran reubicados durante la primavera, era frecuente dejar de oírlos cantar o localizarlos cantando en ubicaciones algunos metros por fuera del área registrada en la primavera. También se registraron individuos cantando activamente durante el verano que no habían sido registrados durante la primavera (ver diferencias entre subfiguras I y II en Fig. 5.c). Para todas las especies, mediante capturas con redes de niebla, se registraron individuos adultos (algunos de ellos machos con protuberancias cloacales inflamadas, indicando que eran maduros y en estado reproductivo) que no fueron identificados como poseedores de territorios en el área. También, durante finales de la primavera de 2006 un macho de *P. torquata* fue observado cantando en el área ocupada previamente por otra pareja, que había ocupado ese territorio en años anteriores y cuyos integrantes no volvieron a ser reubicados después de esa primavera.

El tamaño promedio (\pm E.E.) de los territorios de *Z. capensis* (1.00 ± 0.06 ha) fue menor que el de *P. torquata* (1.57 ± 0.06 ha) y *S. multicolor* (1.45 ± 0.05 ha).

ha) (ANOVA: $F_{2, 31} = 26.67$, $p < 0.001$, Tukey-Kramer $p < 0.05$ para ambas comparaciones), mientras que resultó similar para el de las últimas dos especies (Tukey-Kramer $p < 0.05$). Los territorios de *S. multicolor* y *Z. capensis* fueron significativamente menores durante la estación reproductiva de 2006-07 que durante la de 2007-08, mientras que para *P. torquata* la diferencia no fue significativa (Fig. 6). La densidad de parejas reproductivas (una por territorio) en el área se redujo de 0.65 a 0.59 parejas/ha (8.5%), de 0.74 a 0.63 parejas/ha (14.5%) y de 1.2 a 0.81 parejas/ha (33.2%) entre la estación reproductiva 2006-07 y la 2007-08 para *P. torquata*, *S. multicolor* y *Z. capensis*, respectivamente.

En cuanto a la disposición espacial de los territorios, en general no se observó superposición intraespecífica y los territorios se distribuyeron homogéneamente en toda la parcela. Sólo se observó una mínima superposición entre un par de territorios de *S. multicolor* durante la estación reproductiva 2006-07 (territorios c y d en Fig. 5.b.A). En cambio, se observó una alta superposición interespecífica de territorios de las tres especies estudiadas durante ambas estaciones reproductivas (comparar Figs. 5.a-5.c). La fidelidad al territorio de los machos fue alta (Fig. 5) y la identidad de las parejas fue relativamente constante. Cuando las hembras eran reubicadas se encontraban con las mismas parejas de años anteriores, salvo en el caso de una hembra de *P. torquata* que fue observada el primer año en un territorio y en los años subsiguientes en uno adyacente.

Discusión

En este Capítulo se estudió el uso del espacio estacional de las especies granívoras residentes más abundantes en la porción central del desierto del Monte. En líneas generales, las tres especies mostraron movimientos restringidos a pequeñas áreas (las cuales eran defendidas) durante la estación reproductiva, mientras que las estrategias de uso del espacio adoptadas durante la estación no reproductiva fueron diferentes según la especie. Ninguna de las especies mostró comportamientos territoriales durante la estación no reproductiva y era normal verlas en bandadas. Esto coincide con la hipótesis de que la capacidad de las aves granívoras de detectar y moverse hacia sitios con altas densidades de semillas

hace demasiado costoso que un individuo mantenga una defensa territorial frente a los intrusos y por eso es más común verlos en bandadas en las épocas de mayor abundancia de semillas (Grzybowski 1983). También durante la estación no reproductiva, se encontró que *Poospiza torquata* y *Zonotrichia capensis* usarían una mayor área que durante la reproductiva, mientras que *Saltatoricola multicolor* usaría áreas similares. En otros sistemas áridos y semiáridos se encontró que aunque algunas especies pequeñas de aves granívoras son muy sedentarias durante la estación reproductiva (moviéndose sólo distancias cortas para alimentarse) normalmente se mueven distancias mucho más amplias durante la estación no reproductiva (e.g., Dean 1997, Field & Anderson 2004, Brandt & Cresswell 2008). Sin embargo, en esos mismos sistemas también se registraron especies con movimientos muy restrictivos a lo largo de todo el año (e.g., Grzybowski 1983), o sea que es bastante común que las aves granívoras de zonas áridas varíen en sus estrategias del uso del espacio (Gordon 2000, Dean 2004). Es interesante mencionar que el uso de mayores áreas durante el invierno se debió principalmente a reubicaciones lejos de la grilla, relacionadas con la presencia de agua. Si se excluyen esas reubicaciones la tendencia hacia mayores áreas de acción durante el invierno se mantiene pero las diferencias ya no son estadísticamente significativas (ANOVA: Interacción $F_{2, 199} = 2.47$ $p = 0.09$, Estación $F_{1, 199} = 1.60$, $p = 0.21$). Otros trabajos registran un aumento de las áreas de acción en determinadas épocas del año en función de la necesidad de las aves granívoras de moverse hacia sitios donde encuentran agua (e.g., Brandt & Cresswell 2008). La dependencia de agua libre para beber de las aves de zonas desérticas es mayor a medida que la dieta está más restringida a las semillas (Maclean 1985, Wiens 1991). Pero incluso dentro de esa dependencia, hay características fisiológicas, a veces relacionadas con un mayor tamaño corporal que hacen más independientes a unas aves que a otras (Wiens 1991, Sabat *et al.* 2006). Durante el invierno, es esperable que las especies estudiadas necesiten beber agua ya que su dieta está casi exclusivamente compuesta por semillas; en verano, en cambio, las aves incorporan otros ítems como artrópodos o frutos a su dieta y es más común la ocurrencia de precipitaciones (Lopez de Casenave 2001, Marone *et al.* 2008). Si, además de su diferencia en tamaño corporal, existen diferencias fisiológicas entre *S. multicolor* y las otras dos especies que hagan a la primera menos dependiente del agua libre aún no ha sido estudiado.

Durante la estación reproductiva las tres especies defienden territorios que utilizan para la realización de todas sus actividades. La defensa se evidenció en persecuciones de individuos ajenos al territorio y en la emisión de cantos desde perchas de despliegue. Todas las especies seleccionaron como percha de despliegue lugares altos en la vegetación, de acuerdo con lo esperado con la hipótesis de adaptación acústica (Morton 1975, Rothstein & Fleischer 1987). Esta hipótesis propone que los cantos emitidos desde los árboles tienen una mayor probabilidad de ser detectados que los emitidos desde el estrato arbustivo, que produce una mayor atenuación del sonido. Particularmente las aves con cantos simples (como es el caso de las especies estudiadas) verían favorecida la transmisión de sus cantos desde perchas altas y expuestas (Anderson & Conner 1985, Badyaev & Leaf 1997, Tubaro & Lijtmaer 2006). En la porción central del desierto del Monte la cobertura del estrato arbustivo es alta (> 60%), y los árboles dispersos (principalmente algarrobos) son los que sobrepasan en altura al estrato arbustivo, lo que explicaría el patrón encontrado en cuanto a la selección de las especies vegetales y las alturas de las perchas. Esta explicación coincide con lo encontrado en la selección de perchas de despliegue para un ave insectívora en el Monte central (*Synallaxis albescens*, Lacoretz 2009). Además, muestra relación con patrones encontrados a otras escalas en el uso del espacio de las aves granívoras durante la estación reproductiva, como ser la mayor abundancia de las mismas en el algarrobal (Marone *et al.* 1997) y la asociación encontrada con los algarrobos en la selección de sus sitios de alimentación, más marcada durante la época estival (Milesi *et al.* 2008). El diferente grado de exposición de las especies al cantar desde los algarrobos puede estar relacionado con la realización de distintas actividades en estos árboles. A diferencia de *S. multicolor* y *Z. capensis*, que sólo usarían los algarrobos como perchas de despliegue ya que normalmente se alimentan en el suelo (Lopez de Casenave *et al.* 2008), *P. torquata* se alimenta dentro de los algarrobos, recorriendo activamente el dosel y recolectando alimentos desde las ramas de estos árboles (Lopez de Casenave *et al.* 2008, Guerra Navarro, datos no publicados).

El tamaño promedio de los territorios de las tres especies se encuentra dentro de los rangos informados para otras especies de aves granívoras pequeñas en zonas áridas (e.g., 0.9-1.9 ha para *Amphispiza belli* y *Spizella brewer* en

Wiens *et al.* 1986, 0.5-1.25 ha para *Passerculus sandwichensis* en Wheel Wright & Rising 1993, 0.89-1.5 ha para *Aimophila ruficeps* en Thorngate & Parsons 2005). Para *P. torquata* y *S. multicolor* este es el primer estudio de su comportamiento territorial por lo que el tamaño de sus territorios no pudo ser comparado con otros resultados. En el caso de *Z. capensis*, el tamaño promedio (\pm E.E) encontrado en el presente trabajo (1.00 ± 0.06 ha) fue marcadamente mayor al encontrado previamente para la misma especie y otras especies del género (e.g., 0.07 ha en Miller & Miller 1968, 0.17 ha en Smith 1978, 0.11 ha en Patterson & Petrinovich 1978, 0.55 ha en Formica *et al.* 2004). Todos estos trabajos fueron realizados en regiones boscosas tropicales o templadas, donde el menor tamaño de los territorios puede estar reflejando una mejor calidad del hábitat (Schoener 1968). La diferencia en el tamaño de territorios entre las especies de aves se ha mostrado positivamente correlacionado tanto con el tamaño corporal como con la incorporación de material animal en la dieta, debido al mayor requerimiento energético y a la mayor dispersión de los ítems alimenticios, respectivamente (Schoener 1968). De acuerdo al presente Capítulo, el segundo de los factores sería el más importante para *P. torquata*, ya que a pesar de ser la especie más pequeña de las tres posee un tamaño de territorio relativamente mayor, probablemente debido a la mayor insidencia de los artrópodos en su dieta en la estación reproductiva (Lopez de Casenave 2001). Otro factor que podría ser relevante para el tamaño del territorio es la densidad de los sitios de nidificación. *P. torquata* y *S. multicolor* seleccionan mayormente a *Geoffroea decorticans* y *Capparis atamisquea*, respectivamente, para construir sus nidos (Mezquida 2003), especies que poseen una baja cobertura en el área de estudio (<5% según el muestreo de vegetación realizado). *Z. capensis*, en cambio, construye sus nidos principalmente en el suelo junto a gramíneas (Mezquida 2003), lo que podría explicar el menor tamaño de sus territorios dado la mayor disponibilidad de este tipo de sitios de nidificación. Por otro lado, dado que la predación es un factor importante en la pérdida de nidos en el área de estudio (Mezquida & Marone 2001), esto podría hacer aún más relevante la necesidad de pies vegetales adecuados. Por ejemplo, durante este trabajo, una misma pareja de *P. torquata* construyó su nido al menos en tres oportunidades sobre diferentes individuos (dos veces en chañar y una en zampa), luego de que fuera predado. Si esto fuese una práctica habitual las aves necesitarían un buen número de

individuos espaciados de las especies seleccionadas para nidificar, a fin de poder tener varios intentos reproductivos en una misma temporada.

El tamaño de los territorios para *S. multicolor* y *Z. capensis* fue significativamente menor durante la estación reproductiva de 2006-07 que durante la de 2007-08. La diferencia más notable entre estas estaciones es que 2006-07 fue la estación reproductiva de un año de alta producción de semillas, mientras que 2007-08 fue la estación reproductiva de un año de producción promedio (CAPÍTULO 5). Esto coincide con trabajos realizados en otras especies que documentan un menor tamaño de territorios cuando las condiciones ambientales son favorables (e.g., Enoksson & Nilsson 1983, Smith & Shugart 1987, Marshall & Cooper 2004). En el caso de *P. torquata*, en cambio, es necesario estudiar un área más grande (o más años) para corroborar (o no) la ocurrencia de los mismos cambios en el tamaño de sus territorios, porque los resultados estadísticos aquí presentados son equívocos. Podría ocurrir que el cambio en el tamaño de los territorios no esté ocurriendo (i.e., que la hipótesis nula puesta a prueba sea verdadera), o que el efecto exista y no se haya evidenciado por poseer un bajo número de territorios mapeados (i.e., que la potencia de la prueba sea pequeña) y/o una menor respuesta de la especie a los cambios en la abundancia de semillas debido a su menor dependencia con ese recurso durante la estación reproductiva (i.e., que el tamaño del efecto sea pequeño).

Para concluir, si bien la escala espacial del estudio es pequeña y los resultados deben ser tomados con cautela para ser extrapolados, varias de las evidencias expuestas en este Capítulo sugieren que la abundancia de individuos reproductivos en estas aves durante la estación reproductiva podría estar limitada por su comportamiento territorial. Primero, las aves defendieron activamente las áreas usadas, excluyendo a otros individuos, lo que sugiere que los recursos necesarios para la reproducción (parejas, alimento y/o sitios de nidificación) serían limitantes ya que el beneficio de su apropiación superaría el costo de su defensa. Segundo, tanto en períodos altamente productivos (2006-07) como en períodos promedio (2007-08) los territorios de las aves ocuparían todo el ambiente disponible, ya que los territorios se encontraban contiguos unos con otros, sin la ocurrencia de espacios vacantes. Y tercero, para todas las

especies se registraron machos reproductivos adultos dentro del área de estudio que no eran poseedores de territorios y, en un caso, uno de ellos reemplazó a una pareja previa, lo que evidencia la presencia de *floaters*. Estas evidencias son las características esenciales invocadas para demostrar el efecto del comportamiento territorial en la limitación de las poblaciones (Brown 1969, Fretwell & Lucas 1970, Smith 1978).

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Víctor Cueto y Fernando Milesi por sus valiosos comentarios que ayudaron a mejorar la calidad de versiones previas de este Capítulo. También agradezco la ayuda durante el mapeo de territorios y los muestreos de vegetación a Carolina Guerra Navarro, Mariela Lacoretz y Martín Izquierdo.

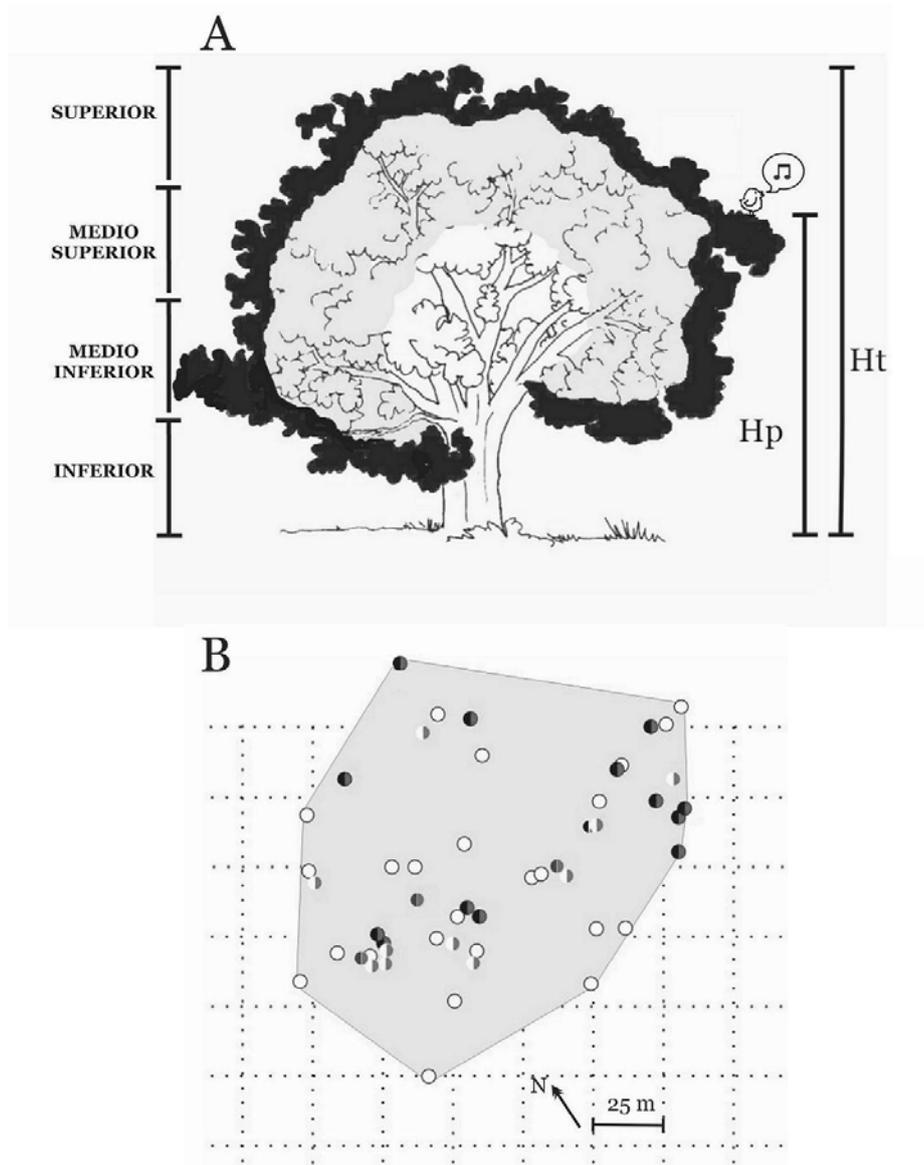


Figura 1 – (A) Metodología para la caracterización de las perchas de despliegue y (B) ejemplo del mapeo de un territorios (territorio b en Fig. 5.b.A). En A se muestran las categorías de exposición baja (área blanca), media (área gris) y alta (área negra) del pie vegetal usado por el ave, la altura total del mismo (Ht), la altura de la percha (Hp) y las cuatro categorías de altura relativa de la percha. En B se muestra una porción de la parcela (líneas punteadas) con las ubicaciones de los individuos anillados de la pareja poseedora del territorio (círculos con relleno, e.g., el macho en círculos con negro y gris, la hembra en círculos con blanco y gris) que se encontraban cantando o no (círculos con y sin borde negro, respectivamente) y el área del territorio (Mínimo Polígono Convexo, área gris). Los círculos blancos son registros de aves cantando en las que no se pudo distinguir la presencia de marcas y que fueron asignados a ese territorio.

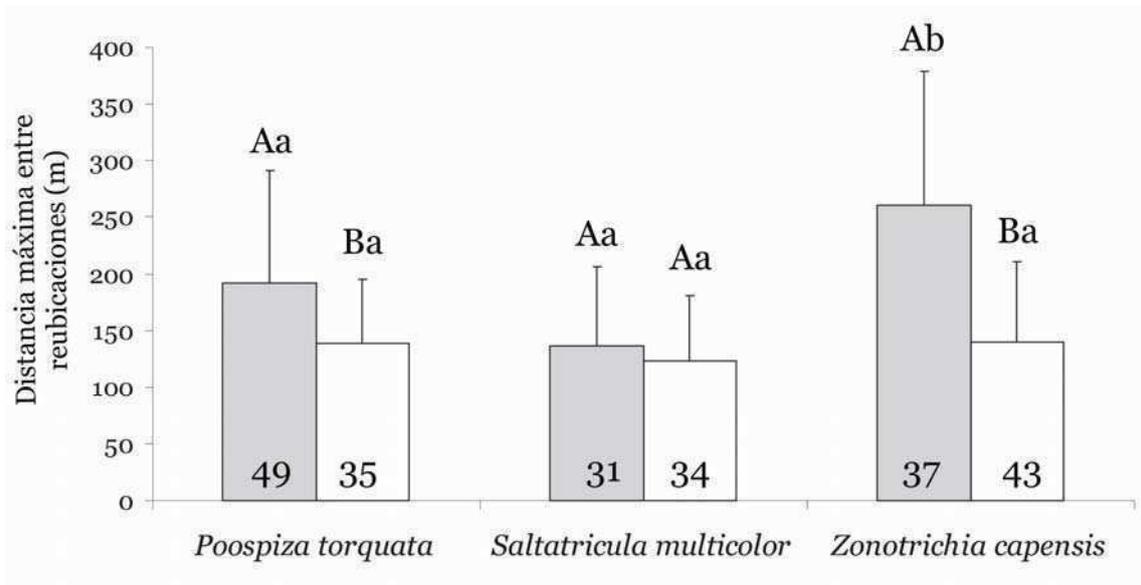


Figura 2 – Distancia máxima entre reubicaciones (promedios + D. E.) durante la estación no reproductiva (barras grises) y la reproductiva (barras blancas). Comparaciones mediante ANOVA factorial (Especies y Estación: $F_{2, 223} = 7.73$, $p < 0.001$ para la interacción). Letras mayúsculas indican comparaciones entre la estación reproductiva y no reproductiva para cada especie (Efectos simples: *Poospiza torquata*: $F_{1, 223} = 8.61$, $p < 0.01$; *Saltatricula multicolor*: $F_{1, 223} = 0.54$, $p = 0.64$ y *Zonotrichia capensis*: $F_{1, 223} = 42.46$, $p < 0.01$). Letras minúsculas indican comparaciones entre especies dentro de cada período (Efectos simples; Estación reproductiva: $F_{2, 223} = 0.43$, $p = 0.65$; Estación no reproductiva: $F_{2, 223} = 19.60$, $p < 0.01$ y contrastes a posteriori de Tukey-Kramer indicados por las letras minúsculas). Letras distintas indican diferencias significativas ($\alpha = 0.05$). Se indican, en la base de cada barra, el número de mediciones para cada grupo de datos.

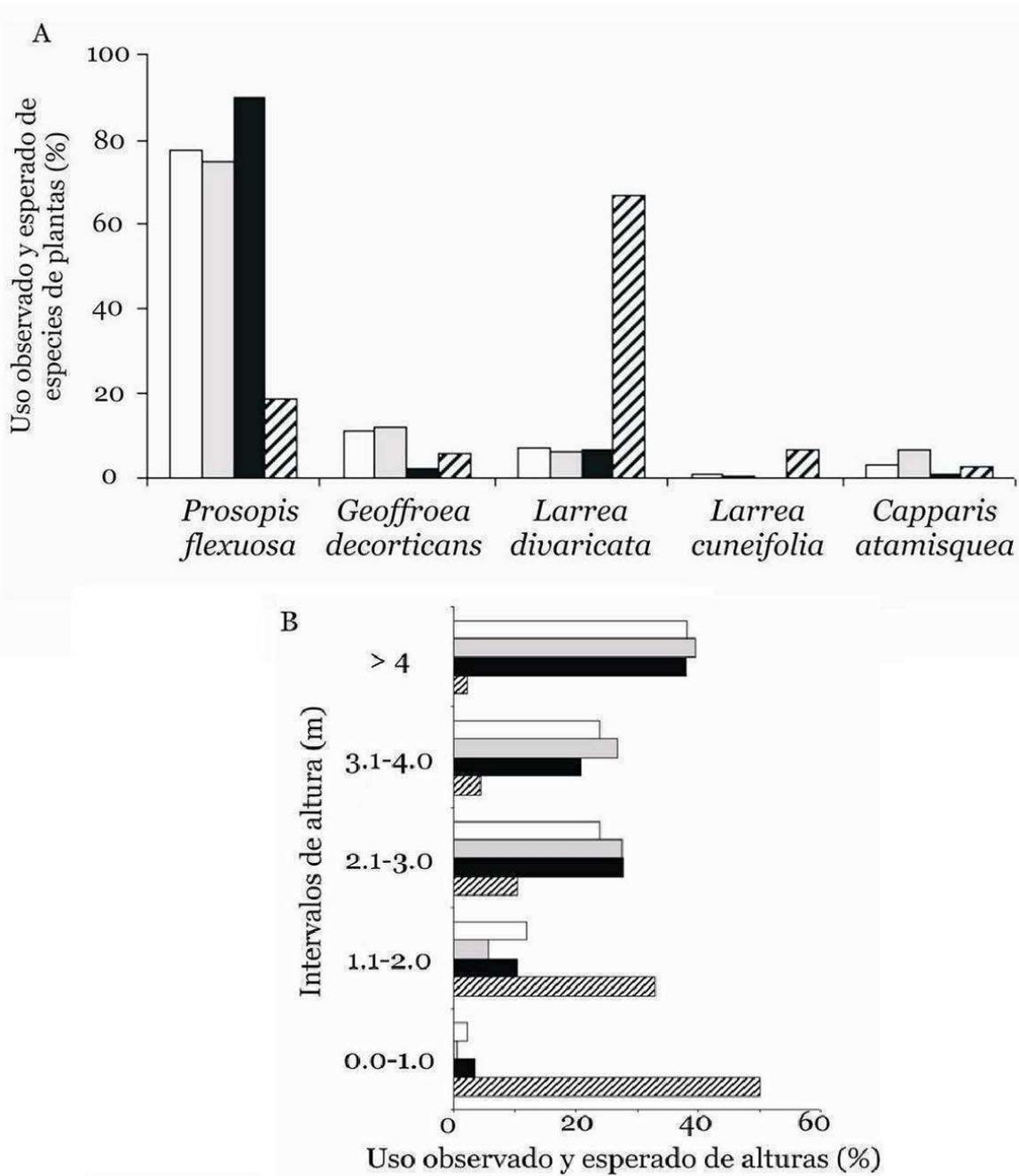


Figura 3 – Porcentajes de uso observado de especies de plantas (A) y alturas de perchas (B) por *Zonotrichia capensis* (barras blancas), *Saltatricula multicolor* (barras grises) y *Poospiza torquata* (barras negras) en relación con los porcentajes esperados (barras rayadas) según la cobertura horizontal de las diferentes especies de plantas (en A) y el perfil de altura de la vegetación (en B). Prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrado para todos los casos $p < 0.01$ [*Poospiza torquata* (A: $\chi^2 = 812$, B: $\chi^2 = 627$); *Saltatricula multicolor* (A: $\chi^2 = 695$, B: $\chi^2 = 1313$) y *Zonotrichia capensis* (A: $\chi^2 = 625$, B: $\chi^2 = 1302$)].

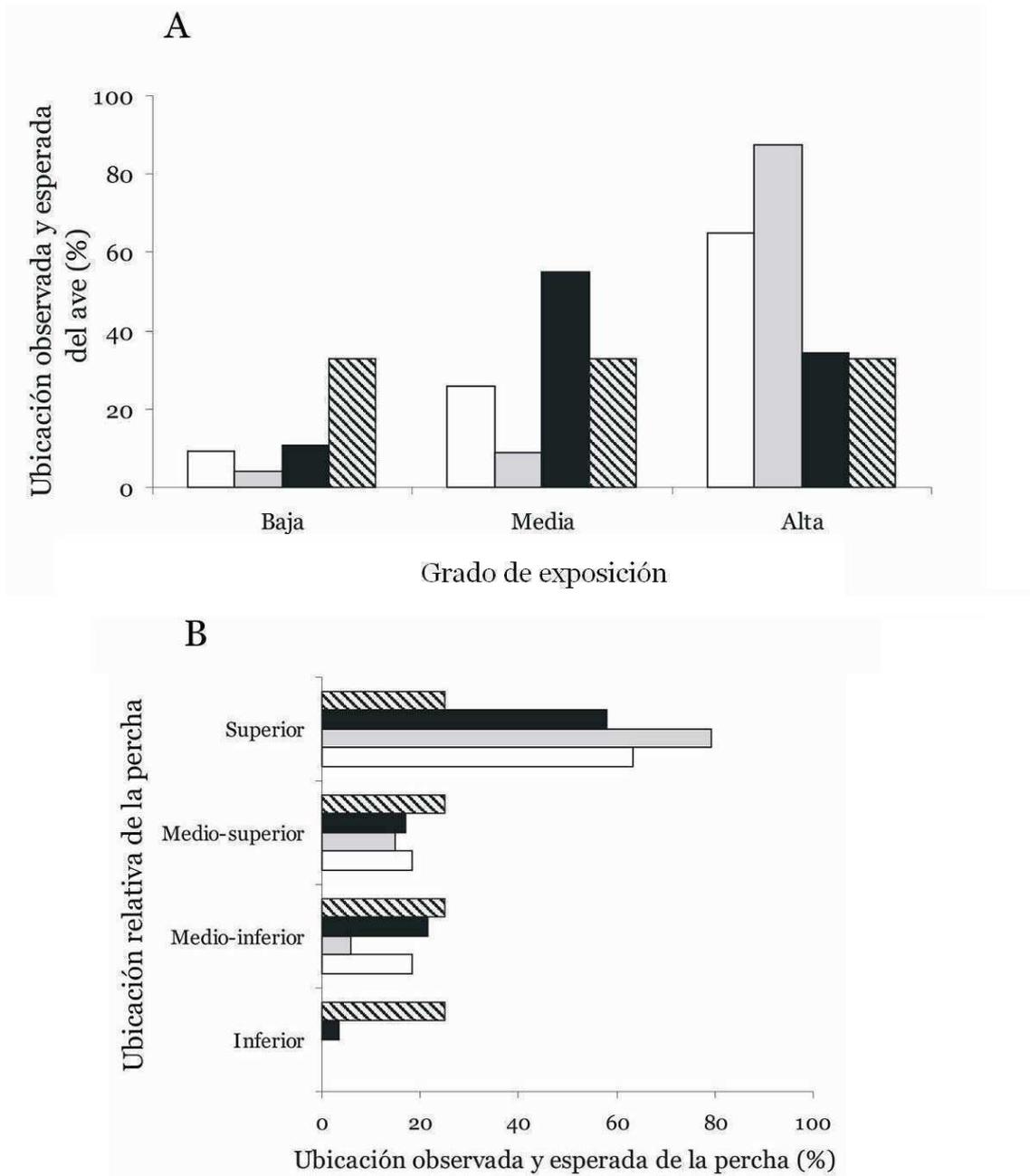


Figura 4 – Porcentajes observados en el grado de exposición de las aves (A) y la ubicación relativa de la percha de despliegue (B) para *Zonotrichia capensis* (barras blancas), *Saltatricula multicolor* (barras grises) y *Poospiza torquata* (barras negras) (para el detalle de la toma de datos ver Fig. 1.A) en relación con los porcentajes esperados (barras rayadas) asumiendo una misma probabilidad de uso para todas las categorías. Prueba de bondad de ajuste de Chi-cuadrado para todos los casos $p < 0.01$ [*Poospiza torquata* (A: $\chi^2 = 19.2$, B: $\chi^2 = 57.3$); *Saltatricula multicolor* (A: $\chi^2 = 165.0$, B: $\chi^2 = 248.4$) y *Zonotrichia capensis hypoleuca* (A: $\chi^2 = 58.1$, B: $\chi^2 = 153.4$)].

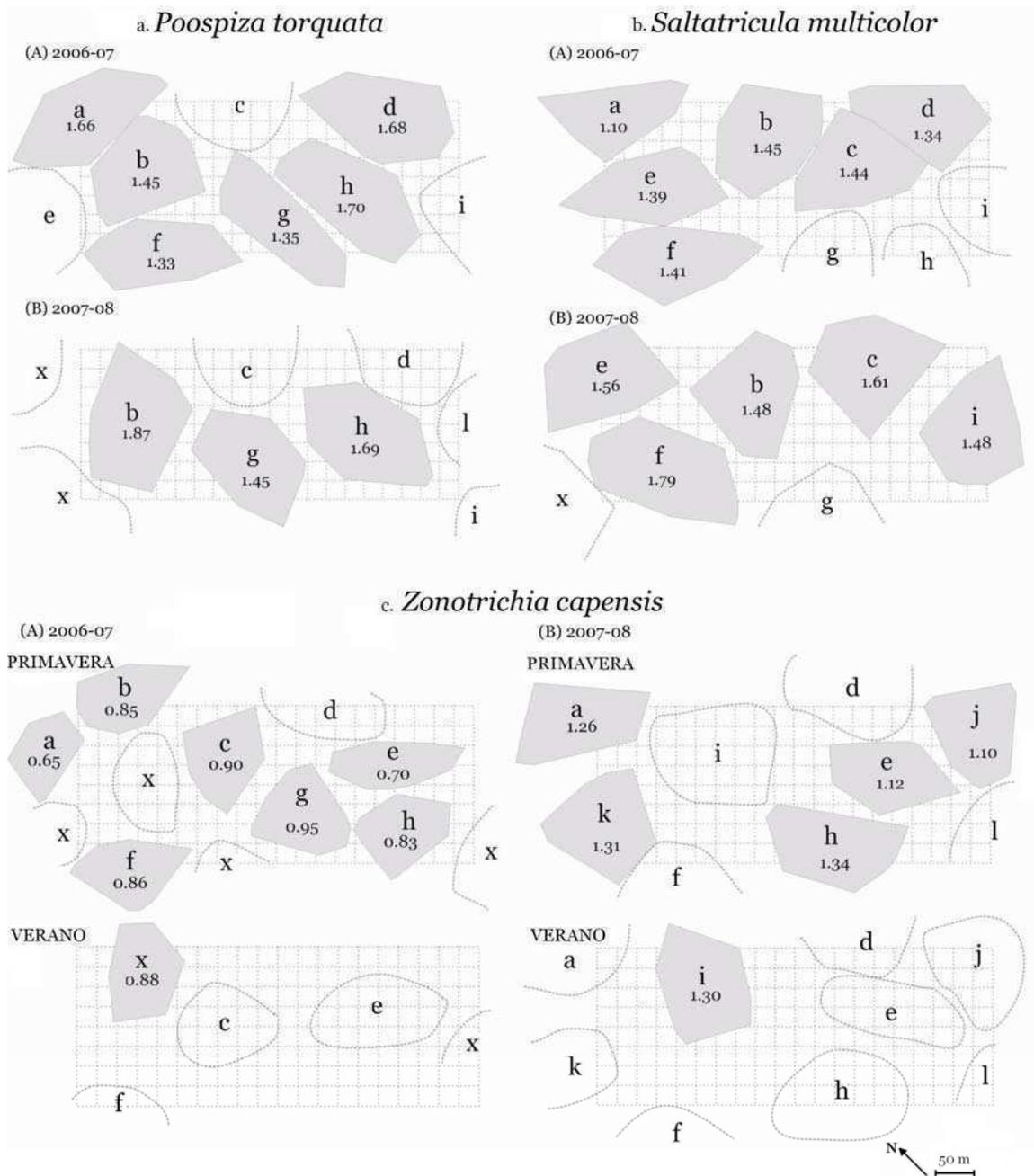


Figura 5 – Territorios mapeados para tres especies de aves granívoras (sub-figuras a, b y c) en el desierto del Monte central durante las estaciones reproductivas 2006-07 (A) y 2007-08 (B). Para *Zonotrichia capensis* se indican los territorios mapeados durante la primavera y el verano; para las otras especies los territorios fueron constantes entre períodos. Para cada especie, las letras y números indican la identidad del individuo y el área del territorio (en hectáreas), respectivamente. La letra x indica individuos no anillados. Las zonas no grisadas, delimitadas por líneas punteadas indican territorios que no pudieron ser delimitados correctamente (ver MÉTODOS).

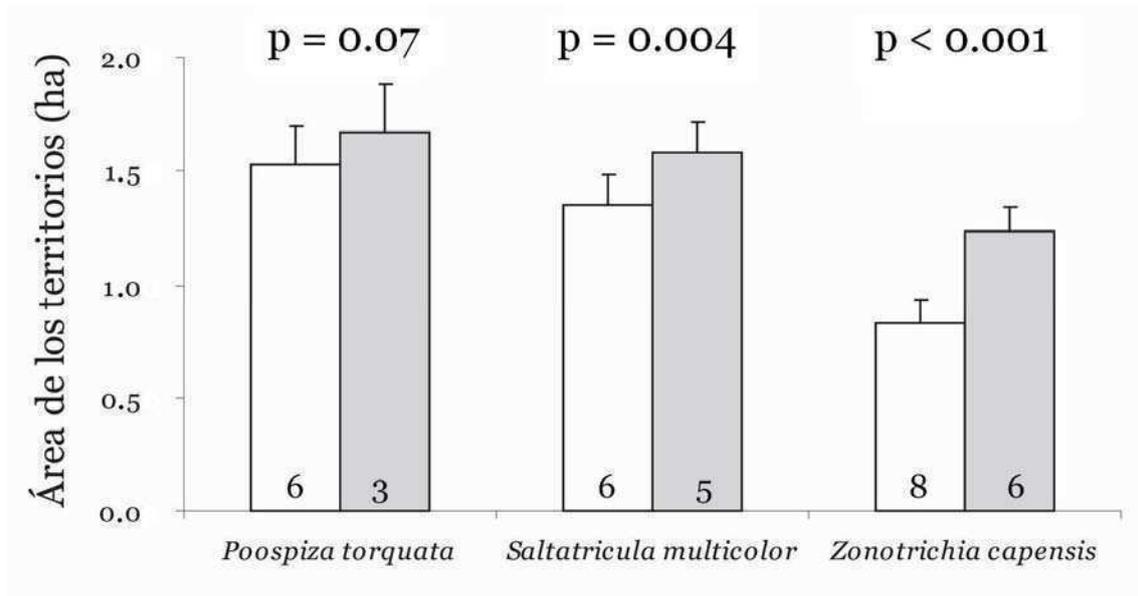


Figura 6 – Áreas de los territorios (promedio + D. E.) de tres especies de aves granívoras en el Monte central durante la estación reproductiva 2006-07 (barras blancas) y 2007-08 (barras grises). Se indican, en la base de cada barra, el número de territorios usados para las pruebas de permutación comparando las áreas de los mismos entre las estaciones reproductivas 2006-07 y 2007-08 para cada especie. Por sobre las columnas se indica el valor de p de la prueba.

CAPÍTULO 4

¿QUÉ DEFIENDEN LAS AVES GRANÍVORAS DEL MONTE CENTRAL CUANDO DEFIENDEN SUS TERRITORIOS?



CAPÍTULO 4: ¿Qué defienden las aves granívoras del Monte central cuando defienden sus territorios?

RESUMEN

Las interacciones comportamentales pueden reflejar relaciones ecológicas subyacentes que pueden tener consecuencias en la coexistencia de las especies y la dinámica de sus poblaciones. El objetivo del presente Capítulo fue comparar experimentalmente la respuesta comportamental de las aves granívoras del Monte central frente a cantos de individuos interespecíficos y conespecíficos. Los experimentos de *playback* mostraron que la agresión territorial durante la época reproductiva frente a conespecíficos es común entre las aves granívoras del desierto del Monte central, mientras que la agresión interespecífica no lo es. La defensa de los sitios de nidificación y las parejas, en lugar del alimento o las perchas de despliegue, estarían induciendo tales interacciones comportamentales entre y dentro de las especies. Por otra parte, los experimentos mostraron que la agresión comportamental interespecífica sólo se observó entre especies cogenéricas del gremio que coinciden en sus sitios de nidificación, fue asimétrica y se produciría únicamente en circunstancias particulares. La asimetría de esta respuesta se relacionaría con diferencias en el momento en que estas especies tienen su pico reproductivo y las circunstancias particulares implicarían condiciones ambientales muy favorables para la reproducción y una alta densidad de competidores potenciales.

Palabras clave: Ñacuñán, desierto del Monte, aves granívoras, *playback*, territorialidad intraespecífica, territorialidad interespecífica

CHAPTER 4: What do the central Monte desert granivorous birds defend when defending their territories?

ABSTRACT

Behavioral interactions may reflect underlying ecological relationships, which could have consequences for species coexistence and population dynamics. This Chapter's objective was to compare behavioral response of Monte desert granivorous birds against the playback of heterospecific and conspecific songs. Playback experiments showed that territorial aggression against conspecifics during the breeding season is common among granivorous birds in the central Monte desert, while interspecific aggression is not. The defense of nesting sites and mates, instead of food or singing perches, would induce such behavioral interactions between and within species. Moreover, our experiments showed that behavioral interspecific aggression was observed only between cogeneric species of the guild that share nest sites, was asymmetrical and occur only under specific circumstances. The asymmetry of the response would be related to interspecific differences in the time of these species' reproductive peak and the specific circumstances involve highly favorable environmental conditions for reproduction and a high density of potential competitors.

Key words: Ñacuñán, Monte desert, granivorous birds, playback, intraspecific territoriality, interspecific territoriality

CAPÍTULO 4

¿QUÉ DEFIENDEN LAS AVES GRANÍVORAS DEL MONTE CENTRAL CUANDO DEFIENDEN SUS TERRITORIOS?

Un territorio se define como un área que es defendida activamente (Noble 1939). La conducta territorial es muy común entre las aves y, en su forma más extrema implica la exclusión de los competidores por medio de agresiones comportamentales. A pesar de que se han observado muchas formas de agresión (e.g., amenazas, ataques, *displays* o alguna combinación de éstos), la comunicación acústica es la forma más frecuente de defensa entre los paseriformes (Alcock 1989, Newton 1998). Todos estos comportamientos requieren una inversión que valdría la pena pagar para asegurar recursos limitantes necesarios para sobrevivir (e.g., alimentos) y reproducirse (e.g., parejas, sitios de nidificación) (Adams 2001, López-Sépulcre & Kokko 2005). También se ha propuesto que la familiaridad con el área que brinda la territorialidad mejoraría el desempeño de los individuos durante la búsqueda de alimento y evasión de los predadores (e.g., Stamps 1995, Brown *et al.* 2008). Sin embargo, la defensa de un territorio puede tener consecuencias más allá del *fitness* individual ya que puede tener impacto en la dinámica de las poblaciones mediante la exclusión de algunos individuos (Brown 1969, Fretwell & Lucas 1970). Dado que los individuos presentan requerimientos más similares con individuos de su misma especie que con individuos de otra especie, la territorialidad intraespecífica es la más común y, en consecuencia, la más estudiada.

En cuanto a la territorialidad interespecífica, el alimento y los sitios de nidificación son los recursos más comúnmente involucrados (Newton 1998). A pesar de que algunos autores han interpretado la territorialidad interespecífica

como una agresión mal dirigida (Murray 1971, 1976) existen estudios que muestran territorialidad entre especies claramente diferentes, tanto en plumaje como en vocalizaciones, que poco probablemente darían lugar a ataques equivocados (Gorton 1977, Savalli 1990, Martin *et al.* 1996). Otros estudios han demostrado consecuencias en el *fitness* para al menos una de las especies involucradas en la agresión interespecífica y destacan su importancia como una interacción ecológica significativa relacionada con la competencia interespecífica (Martin & Martin, 2001a, Mikami & Kawata 2004). La territorialidad interespecífica se ha demostrado muchas veces en aves dentro del mismo gremio (Robinson 1989, Hoi *et al.* 1991, Martin & Martin, 2001a, 2001b) y se ha propuesto que sería más común en ambientes simples y de baja productividad, que darían lugar a una mayor superposición de las áreas de alimentación, nidificación y/o alimentos que comparten las especies (Orians & Willson 1964, Reed 1982, Bourski & Forstmeier 2000). Además, hay pruebas cada vez más fuertes de que la subdivisión espacial es un factor esencial en el control de la diversidad de muchas comunidades (reseñado en Tilman 1994). Entonces, las interacciones comportamentales que reflejen relaciones ecológicas subyacentes (e.g., competencia por interferencia) pueden ser importantes en la coexistencia de diferentes especies y dar información sobre las fuerzas que están organizando la comunidad.

La porción central del desierto del Monte es un marco ideal para el estudio de la territorialidad intra e interespecíficas. Se trata de un ambiente simple, generalmente con sólo dos estratos de vegetación (gramíneas y arbustos de *Larrea cuneifolia* en los jarillales) y en menor medida tres estratos de vegetación (pastos, arbustos y árboles en los bosques abiertos de *Prosopis flexuosa*) (Morello 1958). Las aves granívoras en el desierto del Monte central integran el gremio de aves que se alimentan en el suelo (López de Casenave *et al.* 2008). Estas especies son morfológicamente similares (López de Casenave 2001), abundantes (Marone 1992a), su dieta está compuesta principalmente por semillas de gramíneas (Lopez de Casenave 2001), y eligen la misma especie de planta (algarrobos) como percha de despliegue durante la época reproductiva (Cueto *et al.* 2006a, CAPÍTULO 3). Además, algunas especies dentro del gremio comparten los sitios de nidificación (Mezquida 2003, Mezquida & Marone 2003). En este contexto, se podría esperar

que las especies más similares se encuentren dentro de un marco de interacciones, en particular durante la época reproductiva, porque hay menos disponibilidad de semilla (Marone *et al.* 1998, Marone *et al.* 2000, Marone *et al.* 2008) y es el momento en que estas aves nidifican y establecen sus territorios (Mezquida 2003, Mezquida & Marone 2003, CAPÍTULO 3). Si bien el mapeo de las áreas de actividad de las aves puede dar indicios de la existencia de territorialidad, su estudio no es suficiente ya que no es extraño que exista agresión entre individuos cuyas áreas de acción se encuentran superpuestas (Robinson & Terborgh 1995). Por definición, esa agresión es el elemento fundamental de la territorialidad, pero lo más importante es que es el mecanismo mediante el cual se puede restringir o impedir el acceso de competidores al recurso compartido.

El objetivo de este Capítulo es conocer los recursos que están defendiendo las aves granívoras del desierto del Monte central al defender sus territorios mediante una aproximación experimental. Si la territorialidad de las aves del Monte central se basa únicamente en la defensa de recursos reproductivos (i.e., parejas) se espera que las aves muestren una respuesta agresiva sólo frente a individuos conespecíficos, y no así frente a individuos del mismo gremio o de gremios lejanos (i.e., el control). Si, además, las aves granívoras del Monte central están defendiendo su alimento se espera que las aves muestren una respuesta agresiva también frente a individuos de las especies dentro del gremio, siendo esta última respuesta mayor que frente a la especie control.

Métodos

EXPERIMENTOS DE *PLAYBACK*

Durante la época reproductiva 2006-2007 se mapearon los territorios de 6 machos de cada una de las especies estudiadas (ver Métodos en CAPÍTULO 3) al menos una semana antes de los experimentos de *playback*. Aspectos generales de los experimentos de *playback* siguieron a Martin & Martin (2001a) y Martin *et al.* (1996). En vista de los resultados durante el primer año de experimentos, se repitieron los mismos durante la época reproductiva 2007-2008 pero sólo para *P. ornata* (ver Tabla 1). Después del mapeo de los territorios se realizaron los

experimentos de *playback* durante el pico de actividad reproductiva (noviembre-enero, Mezquida 2003). Para la realización del *playback* se usó un stereo de auto (Akita AU-M6131P3) conectado a una batería de gel de 12V y un parlante (JBL Control 1). Para todos los experimentos de *playback* se colocó el parlante cerca del centro del territorio del ave focal, elevado de dos a tres metros del suelo con la ayuda de un trípode, y dentro del follaje de un algarrobo ya que estas son las perchas más utilizadas por las aves para realizar sus despliegues (Cueto *et al.* 2006a, CAPÍTULO 3). Los individuos territoriales fueron expuestos focalmente a tres ensayos de 9 minutos dentro de su territorio, con al menos un día de separación entre ellos. En cada ensayo, tres intervalos consecutivos de 3 minutos fueron emitidos. Consistían en dos minutos de cantos seguidos de un minuto de silencio, para evitar el arrastre de la respuesta frente al estímulo anterior. Los cantos en los estímulos de cada ensayo consistieron en cantos control (ver abajo), cantos de las otras especies del gremio (una por cada uno de los tres ensayos), y cantos de la misma especie focal. Dada la falta de superposición en los territorios y la observación de agresión entre las aves de la misma especie (CAPÍTULO 3) se esperaba que la respuesta frente a cantos de la misma especie fuera la más fuerte. Esto podría empañar la respuesta al estímulo siguiente si el ave se excita demasiado. Por lo tanto, el orden de los estímulos control e intragremial fue asignado al azar, pero el estímulo de la misma especie fue transmitido siempre al final del ensayo. Por otro lado, la emisión de cantos de la misma especie también trabajó como un control metodológico ya que la respuesta de las aves frente a este estímulo demuestra que hay una respuesta frente a la simulación de intrusión con los métodos utilizados. Por otra parte, esta es una condición necesaria para que la comparación con los otros estímulos tenga sentido (no es esperable que un ave que no muestra territorialidad frente a su misma especie responda a un ave de una especie diferente). Durante o después de los ensayos se utilizaron binoculares para comprobar la identidad (i.e., la combinación única de anillos de color) de las aves focales cuando fue posible.

Los cantos de las distintas especies utilizados durante el *playback* fueron grabados durante la época reproductiva 2005 - 2006, de 0.5 a 1 km de distancia del sitio de estudio. Se seleccionó a *Asthenes baeri* como especie control, ya que se reproduce en la zona pero pertenece a una familia taxonómicamente lejana (Furnariidae) y tiene una alimentación y comportamiento de nidificación muy

diferentes. Estas son aves residentes que se alimentan de artrópodos principalmente en el suelo (López de Casenave *et al.* 2008), y construyen nidos cerrados en chañares altos (Mezquida 2001).

VARIABLES Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Durante cada intervalo de tres minutos de los experimentos de *playback* se registraron cuatro variables comportamentales: (1) tiempo de latencia en volar hacia el parlante dentro de un radio de 10 m, medido con precisión de segundos, (2) distancia mínima al parlante –estimada al metro dentro de un radio de 10 m, o categóricamente a 17 m (si el ave fue vista entre 10 y 25 m), 37 m (si el ave fue vista entre 25 y 50 m) o 50 m (si el individuo no se vio ni escuchó durante todo el estímulo) -, (3) número de vuelos de más de 1 m de largo, dentro de un radio de 25 m, y (4) número de cantos -dentro de un radio de 25 metros-(en lo sucesivo latencia, distancia, vuelos y cantos, respectivamente). No existe interés en ninguna de estas variables comportamentales *per se*, sino en una variable abstracta relacionada con la respuesta territorial que representa la combinación de todas. Por lo tanto, se utilizaron las variables individuales para construir una variable comportamental compuesta con un Análisis de Componentes Principales (PCA). Las variables comportamentales se correlacionaron a lo largo de todos los experimentos (correlación de Pearson $p < 0.001$ para todos los pares posibles). Para realizar el ordenamiento, cada caso consistió en el valor de las variables originales (latencia, distancia, vuelos y cantos) medidos para cada ave focal en cada estímulo. El PCA combinó las cuatro variables en una nueva variable que se denominó Respuesta Territorial (primer *eigenvalue* = 2.72; 68% de la varianza explicada) con los *loadings* siguientes: latencia (-0.86), distancia (-0.89), cantos (0.65), y vuelos (0.87). Así, la variable comportamental compuesta que se utilizó en los análisis fue el *score* obtenido para el primer eje del PCA.

Los datos brutos muestran que los individuos de cada especie responden a los estímulos de una manera similar, independientemente de la identidad de la especie intragremial emitida durante el ensayo, a excepción de los individuos de *P. ornata* cuando fueron expuestos a cantos de *P. torquata* (Fig. 1). Por lo tanto, para los análisis se combinaron los datos de los ensayos de cada uno de los seis individuos focales (tres ensayos de cada individuo para *P. torquata*, *S. multicolor*

y *Z. capensis* y dos ensayos de cada individuo para *P. ornata* - ver los valores promedio y los errores estándar en Fig. 1). Los ensayos de *P. ornata* en los que el estímulo intragremial fue *P. torquata* se evaluaron por separado en otro análisis. Para comparar la respuesta entre tratamientos se realizaron ANOVA intrasujeto (es decir, el efecto de los estímulos se evaluó dentro de cada experimento de *playback*) con el factor individuo anidado en el factor especie (o año) como factores “entre individuos”. Cuando correspondió, se establecieron comparaciones de la respuesta entre estímulos y entre diferentes especies (o años) mediante contrastes a posteriori de Tukey. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa de libre acceso Infostat (2009) a excepción de los supuestos del ANOVA que se efectuaron con el programa Statistica (StatSoft 2001). Cuando el supuesto de esfericidad no se cumplió se corrigieron los valores de F intrasujeto del ANOVA con la corrección del límite inferior (*lower bond*, Winer 1971). Cuando las interacciones fueron significativas se corrigieron los grados de libertad intrasujeto y los cuadrados mínimos para evaluar correctamente los efectos simples y los contrastes de Tukey.

Resultados

Se realizaron un total de 78 ensayos de *playback*, con 6 machos de cada una de las cuatro especies en la época reproductiva 2006-2007, y 6 machos de *P. ornata* en la época reproductiva 2007-2008. Todas las aves que se acercaban a cantar durante los ensayos habían sido sexadas como machos durante las capturas con redes de niebla realizadas antes de los experimentos, o también por la coloración del plumaje en el caso de *P. ornata*. Individuos identificados como hembras se observaron sólo durante los ensayos de *P. torquata* y *S. multicolor*, y en ambos casos sólo realizaban voces de contacto. Las hembras de *P. torquata* seguían de cerca de los machos durante los vuelos alrededor del parlante. Las hembras de *S. multicolor*, en cambio, por lo general se acercaban con los machos, pero se quedaban en una ubicación fija en el suelo mientras los machos cantaban y/o hacían vuelos cortos en la parte superior de la vegetación.

Salvo para los ensayos de *P. ornata* en que el ave era expuesta a cantos de *P. torquata* durante el estímulo interespecífico, la respuesta de los machos difirió entre el estímulo conespecífico y los otros estímulos, sin importar la identidad de la especie focal que estuviera siendo expuesta al experimento de *playback* (Tabla 2A). La respuesta territorial fue mayor durante el estímulo conespecífico que durante tanto el estímulo intragremial como el control (contrastes a posteriori de Tukey, $P < 0.05$ para ambas comparaciones) y estas dos últimas respuestas no fueron diferentes entre sí (contraste a posteriori de Tukey, $P > 0.05$).

En el caso de los ensayos de *P. ornata* en que el ave era expuesta a cantos de *P. torquata* durante el estímulo interespecífico, la respuesta territorial frente a los distintos estímulos fue diferente dependiendo del año del ensayo (i.e., la interacción fue significativa, Tabla 2B). Durante la época reproductiva 2006-2007 la respuesta frente a los distintos estímulos fue diferente (efectos simples: $F = 4.11$; $p = 0.03$), y en este caso la respuesta territorial frente al estímulo conespecífico fue la misma que frente al estímulo heterospecífico de *P. torquata* (contrastes a posteriori de Tukey, $P > 0.05$). Por el contrario, en la época reproductiva 2007-2008, las respuestas a los estímulos eran también diferentes (efectos simples $F = 15.74$; $P < 0.0001$), pero en este caso *P. ornata* sólo mostró una fuerte respuesta territorial frente al estímulo conespecífico (contrastes a posteriori de Tukey, $P < 0.05$).

Discusión

Todas las especies reconocieron y diferenciaron entre el estímulo de su propia especie y el estímulo de otras especies, dado que presentaron diferentes respuestas hacia ellos. Como era de esperar, todas las especies mostraron una respuesta más fuerte frente al *playback* de cantos conespecíficos que al control. Aunque las hembras no cantaron, se acercaron al parlante junto con los machos en dos de las especies. Para *S. multicolor* este comportamiento también se observó por fuera de los experimentos de *playback*. Por lo menos en dos ocasiones dos machos fueron vistos persiguiéndose mientras que las hembras se mantuvieron próximas realizando voces de contacto desde el estrato inferior de la

vegetación. Aunque en uno de estos casos las hembras se encontraban a muy poca distancia una de la otra, no mostraron comportamiento agresivo entre ellas. En las especies tropicales fue sugerido que las hembras desempeñarían un papel bastante importante en la defensa del territorio (Fedy & Stutchbury 2005), pero en este caso el papel de las hembras merece mayor estudio. Sin embargo, este trabajo establece un precedente para una posible contribución de estas hembras a la defensa territorial.

Los machos de *S. multicolor* mostraron la respuesta territorial más baja; las respuestas territoriales de *P. ornata* y *P. torquata* fueron intermedias y similares, y *Z. capensis* presentó el comportamiento más agresivo (ver los valores promedio y la altura de los ejes en la Fig. 1). Otros estudios muestran a *Z. capensis* como una especie altamente agresiva y territorial en varios ambientes diferentes (Miller & Miller 1968, Smith 1978, Moore *et al.* 2004). Sin embargo, este sería el primer estudio experimental del comportamiento territorial de las otras tres especies.

Las especies del mismo gremio (que no eran cogenéricas) no se respondieron entre sí durante el *playback* y tuvieron una respuesta más débil que al ser expuestas a cantos de su misma especie. La falta de respuesta interespecífica sugiere que el beneficio tanto por la defensa del alimento como de las perchas de despliegue sería menor que el costo que supondría su defensa, y por tanto esos recursos no dispararían un comportamiento agresivo entre estas especies. En Ñacuñán, estas aves estarían sólo ocasionalmente limitadas por la abundancia de semillas durante los meses de invierno (López de Casenave 2001, CAPÍTULO 5). Y a pesar de que durante la primavera y el verano la abundancia de semillas es mucho menor en comparación con el invierno (Marone *et al.* 1998, Marone *et al.* 2000, Marone *et al.* 2008), los resultados sugieren que las semillas no serían un recurso defendible tampoco durante la estación reproductiva. Sin embargo, se observó una respuesta territorial asimétrica para las especies cogenéricas en la estación reproductiva 2006-2007: *P. ornata* respondió agresivamente al *playback* de *P. torquata*, pero no se observó la situación inversa. Una agresión mal dirigida no es probable, ya que sus cantos son muy diferentes (Sagario 2008a, 2008b) y su coloración es totalmente distinta (*P. torquata* es blanca y negra mientras que *P. ornata* es de colores canela, Narozky & Yzurieta 2003). Ambas especies coinciden en su selección de sitios de nidificación (Mezquida &

Marone 2003), y dada la simplicidad estructural del bosque abierto de algarrobos del Monte esto podría provocar algunas interacciones interespecíficas, como se ha observado en otras especies (e.g., Orians & Willson 1964, Martin & Martin, 2001a, 2001b). La diferencia en el momento de reproducción podría ser una explicación para la asimetría de la respuesta, como se ha visto en muchas aves (Robinson 1989, Hoi *et al.* 1991, Robinson & Terborgh 1995). El pico de puesta es a principios de noviembre para *P. torquata*, mientras que el de *P. ornata* es a principios de enero (Mezquida & Marone 2003). Por lo tanto, en el momento en que se realizaron los experimentos de *playback* (noviembre-enero) la mayoría de los individuos de *P. ornata* probablemente todavía necesitaran un lugar para construir sus nidos, mientras que la mayoría de los individuos de *P. torquata* estarían incubando sus huevos o criando a sus pichones.

Pero, ¿por qué se observó una respuesta agresiva sólo en la estación reproductiva 2006-2007? En primer lugar, las precipitaciones durante los meses de primavera en 2006, antes de la reproducción fueron mayores que lo esperado para un año promedio (ver CAPÍTULO 5). Por el contrario, durante los meses de primavera del año 2007, la lluvia fue similar a la esperada para un año promedio (ver CAPÍTULO 5). Se ha observado que *P. ornata* aumenta su tamaño de puesta en años húmedos y en los años de sequía no está presente en el área (Mezquida & Marone 2003, Cueto *et al.* 2008), sugiriendo que se trata de una especie muy plástica en su biología reproductiva. Por otro lado, el aumento en la defensa territorial se ha mostrado en aves que tienen bajas posibilidades de reproducción futura (Velando *et al.* 2006, Hall *et al.* 2009). En un entorno cambiante donde las posibilidades de reproducción futuras no son predecibles (i.e., la especie tiene mucho que perder si no se reproduce), un período prometedor podría ser suficiente "motivación" para que los individuos inviertan más en la defensa del territorio. En segundo lugar, se capturaron 8.72 y 2.70 individuos adultos de *P. ornata*, y 1.50 y 0.78 individuos adultos de *P. torquata* por 100 horas-red de muestreo durante las estaciones reproductivas 2006-2007 y 2007-2008, respectivamente. Este gran cambio en el número de potenciales competidores puede estar asociado con un aumento de la conducta agresiva, a fin de encontrar un lugar para establecerse dentro de una alta densidad de competidores (Patterson 1980).

Dada esta gran variabilidad interanual, podría estar ocurriendo que la falta de respuesta intragremial de las otras especies se deba a una superabundancia del recurso durante la estación reproductiva 2006-2007. A este respecto cabe destacar que durante la estación reproductiva 2007-08 se realizaron experimentos de *playback* con todas las especies, para evaluar cambios temporales en su respuesta territorial (M. C. Sagario, datos no publicados). El diseño experimental fue diferente por lo que esos resultados no están incluidos en el análisis del presente Capítulo. En esos experimentos tampoco se observaron individuos cantando o acercándose al parlante durante la emisión de cantos de especies de su mismo gremio, lo que sugiere que la variación ambiental entre años no estaría afectando su respuesta comportamental.

En resumen, los experimentos mostraron que la agresión territorial frente a conespecíficos es común entre las aves granívoras del desierto del Monte central, mientras que la agresión interespecífica no lo es. Además, las hembras podrían desempeñar un papel en la defensa del territorio en dos de las especies. En la porción central del desierto del Monte, la defensa de los sitios de nidificación y la pareja, en lugar del alimento o los sitios de percha, serían factores más importantes en la inducción de interacciones comportamentales agresivas entre y dentro de las especies. Por otra parte, los experimentos mostraron que la agresión territorial interespecífica asimétrica ocurre sólo entre especies cogenéricas del gremio que comparten sus sitios de nidificación, y sólo en circunstancias singulares. Se sugiere que la asimetría de la respuesta interespecífica se relaciona con diferencias en el momento de reproducción de las especies y las circunstancias particulares implican condiciones ambientales favorables para la reproducción y una alta densidad de competidores potenciales. Aunque el presente Capítulo muestra sólo evidencias circunstanciales, estas hipótesis *ad hoc* plantean problemas muy interesantes y factibles de poner a prueba en estudios futuros. Una vez identificadas las posibles fuerzas implicadas en la estructuración de esta comunidad se necesitan más estudios para evaluar si estas respuestas comportamentales (o la falta de ellas) reflejan interacciones ecológicas subyacentes.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Víctor Cueto y Luis Marone por sus valiosos comentarios que ayudaron a mejorar la calidad de versiones previas de este Capítulo. Fernando Milesi y Gerardo Cueto realizaron invaluable aportes para el análisis estadístico de los datos.

Tabla 1 - Diseño de los ensayos de *playback* (filas), presentados a 6 machos territoriales de cada especie focal. Cada estímulo consistió en 2 minutos de cantos y un minuto de silencio. Durante el estímulo control se emitieron cantos de *Asthenes baeri*. Para más detalles sobre el diseño experimental ver MÉTODOS.

Especie focal	Estímulo control	Estímulo intragremial	Estímulo conespecífico
ÉPOCA REPRODUCTIVA 2006-2007			
<i>Poospiza ornata</i>	Sí	<i>P. torquata</i>	Sí
	Sí	<i>S. multicolor</i>	Sí
	Sí	<i>Z. capensis</i>	Sí
<i>Poospiza torquata</i>	Sí	<i>P. ornata</i>	Sí
	Sí	<i>S. multicolor</i>	Sí
	Sí	<i>Z. capensis</i>	Sí
<i>Saltatricula multicolor</i>	Sí	<i>P. ornata</i>	Sí
	Sí	<i>P. torquata</i>	Sí
	Sí	<i>Z. capensis</i>	Sí
<i>Zonotrichia capensis</i>	Sí	<i>P. ornata</i>	Sí
	Sí	<i>P. torquata</i>	Sí
	Sí	<i>S. multicolor</i>	Sí
ÉPOCA REPRODUCTIVA 2007-2008			
<i>P. ornata</i>	Sí	<i>P. torquata</i>	Sí

Tabla 2 - Resultados de análisis de la varianza realizado con los datos comportamentales obtenidos de los experimentos de *playback* realizados a 6 machos territoriales de cuatro especies de aves granívoras en el desierto del Monte central expuestos a estímulos conoespecíficos, intragremiales y control (ver Tabla 1 para el diseño experimental). El análisis en (A) excluye los experimentos de individuos de *Poospiza ornata* expuestos a cantos de *P. torquata* como estímulo intragremial (analizados en B). Los valores de p corregidos por la falta de esfericidad se muestran entre paréntesis. *Factor anidado en "especie" (A) o "Año" (B) (ver MÉTODOS).

Fuentes de variación	gl	CM	F	p-valor
<i>A) Factores entre individuos</i>				
Especie	3	1.65	1.59	0.2225
Individuo*- (Error I)	20	1.03		
<i>Factores dentro de individuos</i>				
Estímulo	2	33.47	51.67	< 0.0001 (<0.0001)
Estímulo x Especie	6	0.95	1.46	0.2165 (0.2534)
Error (Error II)	40	0.65		
<i>B) Factores entre individuos</i>				
Año	1	0.69	0.37	0.5568
Individuo*- (Error I)	10	1.87		
<i>Factores dentro de individuos</i>				
Estímulo	2	11.75	10.83	0.0007
Estímulo x Año	2	9.90	9.12	0.0015
Error (Error II)	20	1.09		

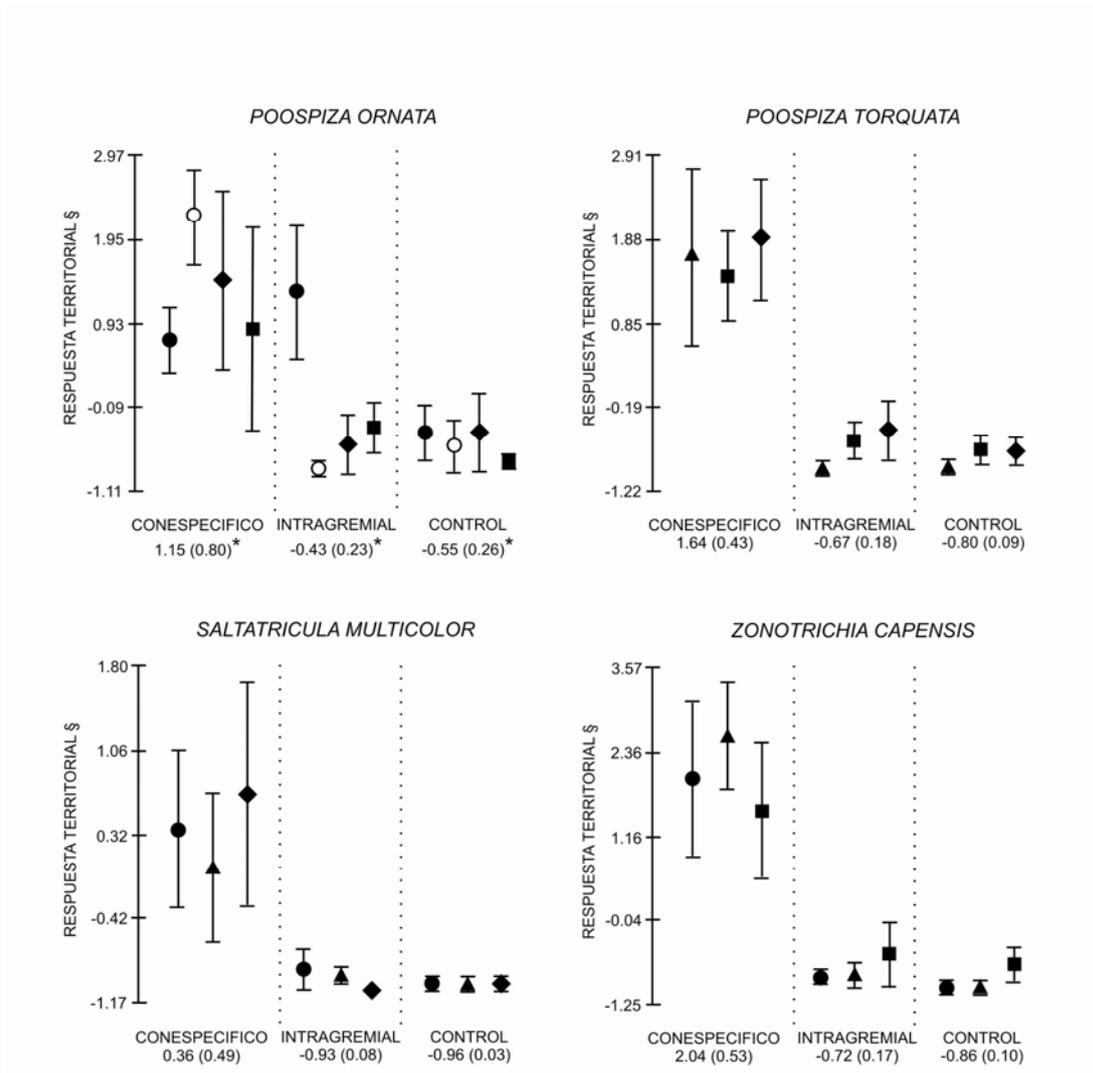


Figura 1 - Respuesta territorial de seis individuos de cuatro especies de aves granívoras durante distintos tipos de ensayos de *playback* (diferentes tipos de polígonos) en cada uno de los cuales se presentaron tres tipos de estímulo (conespecífico, intragremial y control, ver Tabla 1). Canto intragremial presentado en cada tipo de ensayo: *Poospiza torquata* (círculos), *Saltatricula multicolor* (cuadrados), *Zonotrichia capensis* (rombos) y *P. ornata* (triángulos). Se muestran el promedio y error estándar (entre paréntesis, $n = 6$ para todos los valores) de la respuesta territorial durante cada estímulo. Los experimentos de *playback* se realizaron durante las épocas reproductivas 2006-2007 (polígonos en negro) y 2007-2008 (polígonos en blanco). *Estos valores excluyen ensayos con cantos de *P. torquata* como estímulo intragremial (ver MÉTODOS). § Variable comportamental compuesta por número de cantos y de vuelos, latencia hasta acercarse al parlante y distancia mínima al mismo creada mediante un Análisis de Componentes Principales.

CAPÍTULO 5

DEMOGRAFÍA DE LAS AVES GRANÍVORAS EN EL MONTE CENTRAL Y SU RELACIÓN CON LA ABUNDANCIA LOCAL DE ALIMENTO



CAPÍTULO 5: Demografía de las aves granívoras en el Monte central y su relación con la abundancia local de alimento

RESUMEN

En el Monte central, las semillas de gramíneas constituyen el principal ítem en la dieta de las aves granívoras. Esta fuerte dependencia puede tener importantes efectos sobre la dinámica de estas aves. Los resultados mostraron que las aves sedentarias tienen una estrecha relación con los recursos locales y bajas fluctuaciones en abundancia durante el invierno. La abundancia invernal de las aves menos sedentarias, en cambio, estaría restringida por variaciones del recurso a escalas más amplias en el espacio y el tiempo. Sin embargo, este capítulo evidencia que en años de muy baja abundancia de semillas las aves estarían igualmente afectadas - independientemente de su patrón de movimiento. Estos resultados concuerdan con estudios previos que sugieren que estas aves estarían limitadas sólo ocasionalmente. En cuanto a los posibles mecanismos involucrados, se observó que altas abundancias de semillas no se asocian a valores más altos de supervivencia de los adultos, pero sí en cambio, la misma se ve reducida en años de escasez de semillas. Durante la estación reproductiva, la abundancia de semillas no estaría asociada con la abundancia de las aves pero parece jugar un papel importante en la productividad de estas poblaciones. Sin embargo, otros factores asociados a las precipitaciones también podrían estar involucrados.

Palabras clave: Ñacuñán, desierto del Monte, aves granívoras, demografía, alimento

CHAPTER 5: Demography of the central Monte desert granivorous birds and its relation with local food abundance

ABSTRACT

In the central Monte desert, grass seeds are the main item of the diet of granivorous birds. This strong dependence may have important effects on the dynamics of these birds. Our results showed that highly sedentary species have a close relationship with local resources and low fluctuations in their winter local abundance. Less sedentary and wandering birds' winter abundances may be restricted by resource variations at broader scales in space and time. However, in years of extremely low seed abundance birds could be equally affected - independently of their movement pattern. The relationship found between the capture of the birds and the abundance of seeds agrees with evidence from previous studies that suggest that this assembly would be limited by food only occasionally. About the mechanisms possibly involved, high abundance of seed did not seem to be related to high survival of adults, and their survival would be reduced during years of extremely low seed production. During the breeding season, seed abundance seems not to be related to abundance of birds but could play an important role in the productivity of these populations. Though, another factors related to precipitation could also be involved.

Key words: Ñacuñán, central Monte desert, granivorous birds, demography, food

CAPÍTULO 5

DEMOGRAFÍA DE LAS AVES GRANÍVORAS EN EL MONTE CENTRAL Y SU RELACIÓN CON LA ABUNDANCIA LOCAL DE ALIMENTO

Para entender la variación temporal en la abundancia de las poblaciones es necesario enfocarse en los factores que actúan sobre los parámetros demográficos, como la supervivencia, la reproducción y las tasas de movimiento. En varias poblaciones de aves, estos parámetros demográficos se encuentran asociados con la abundancia del alimento, el cual juega un papel clave al moldear la dinámica de las poblaciones (Lack 1954, Newton 1998, White 2008) y las características de historia de vida de las especies (Martin 1987, 1995).

En las zonas áridas, las aves se enfrentan a condiciones muy cambiantes en cuanto a la abundancia de su alimento, ya que la dinámica de los recursos está caracterizada por una gran variabilidad, asociada a las fluctuaciones de las precipitaciones (Noy-Meir 1973, Polis 1991). En varias oportunidades se ha demostrado que las variables climáticas tienen un importante efecto en la producción de semillas (Kemp 1989, Baez *et al.* 2006, Pol *et al.* 2010). Además, la abundancia de artrópodos en muchas zonas áridas aumenta durante las estaciones húmedas y declina en respuesta a sequías severas (e.g., Raitt & Pimm 1976, Seely & Louw 1980, Smith 1982). Así, las precipitaciones suelen ser la característica más frecuentemente analizada en relación a los parámetros demográficos de las aves, bajo el supuesto de que las mismas se asocian con un aumento en la disponibilidad de alimento (Coe & Rotenberry 2003). Variaciones en la abundancia de recursos (obtenidas de forma experimental o natural) se han asociado, por ejemplo, con cambios en la productividad (e.g., Arcese & Smith 1988, Zann *et al.* 1995, Bolger *et al.* 2005) y la abundancia de las aves (e.g., Pulliam & Parker 1976, Pulliam & Dunning 1987, Poulin *et al.* 1993).

En el desierto del Monte las precipitaciones son estacionales, lloviendo principalmente en primavera y verano, y muy variables entre años (Lopez de Casenave 2001). Con este escenario, es esperable encontrar también una alta variabilidad estacional e interanual en la dinámica de los recursos. Se ha encontrado una gran heterogeneidad estacional e interanual en la producción de semillas de gramíneas y en su permanencia en el banco del suelo (Marone y Horno 1997, Marone *et al.* 1998, 2000, 2004). Por otro lado, se ha visto que las aves granívoras tienen una dieta compuesta principalmente por semillas de gramíneas (Lopez de Casenave 2001) y la preferencia por estas semillas ha sido comprobada experimentalmente (Cueto *et al.* 2006b). Lopez de Casenave (2001) encontró que durante la época reproductiva (cuando las semillas en el banco del suelo son menos abundantes) la mayor parte de las especies del ensamble de aves granívoras de Ñacuñán presentan una tendencia a disminuir el consumo de semillas del banco e incrementar el consumo de artrópodos y otros ítems. Una de estas especies (*Poospiza torquata*) incluso cambia su estrategia de alimentación, pasando de comer preferentemente semillas de gramíneas desde las panojas en otoño-invierno a alimentarse casi exclusivamente de artrópodos sobre el follaje en primavera-verano (Lopez de Casenave *et al.* 2008, Milesi *et al.* 2008). Marone (1992a) y Blendinger & Ojeda (2001) sugirieron también que los cambios en la abundancia de algunas especies de aves granívoras en la porción central del desierto del Monte estarían asociados a cambios en la abundancia de semillas. Sin embargo, estos trabajos no mostraron resultados consistentes. Blendinger & Ojeda (2001) encontraron que la abundancia de aves granívoras se asociaría positivamente con la producción de semillas en el invierno, pero no en la estación reproductiva. Marone (1992a), por el contrario, encontró una asociación positiva entre la abundancia de aves granívoras y la producción de semillas durante la estación reproductiva, pero no así durante el invierno.

Dado este conjunto de conocimiento, es evidente que la variación temporal en los recursos tiene un efecto sobre el comportamiento y la abundancia de las aves granívoras del desierto del Monte. Sin embargo, para entender cómo y por qué se dan las variaciones en la abundancia de las poblaciones es necesario buscar respuestas en los parámetros demográficos. Estos incluyen la productividad, la supervivencia y las tasas de movimiento, parámetros difíciles de

cuantificar ya que sus estimaciones dependen del seguimiento de individuos a largo plazo (Anders & Marshall 2005, Perlut *et al.* 2008). Es por eso que los parámetros demográficos de muchas especies permanecen desconocidos, y las aves granívoras del Monte central no son una excepción.

El objetivo general del presente Capítulo es analizar la demografía de las aves granívoras del Monte central y evaluar su asociación con la abundancia de recursos (semillas y artrópodos) y con las condiciones ambientales (precipitaciones). En particular, se busca corroborar y fortalecer los conocimientos actuales acerca de la asociación de la abundancia de estas aves con la producción de semillas pero teniendo en cuenta los posibles mecanismos involucrados, a través del estudio de su productividad y supervivencia.

Métodos

CARACTERIZACIÓN DEL AMBIENTE

La principal variable que se evaluó fue la producción de semillas de gramíneas, dada la predominancia de las mismas en la dieta de estas aves. Sin embargo, estas aves incluyen otros ítems en su dieta durante la primavera y el verano, como frutos o artrópodos (ver INTRODUCCIÓN) y podría ocurrir que este tipo de alimentos sea el principal suministro para los pichones, como se observó por ejemplo en *Zonotrichia capensis* (Miller & Miller 1968). Por ello, además de las semillas, para los análisis que involucran la estación reproductiva también se caracterizaron la abundancia relativa de artrópodos y las precipitaciones ocurridas inmediatamente antes del pico de la actividad reproductiva de las aves, ya que podrían tener efecto en su productividad (Mezquida & Marone 2003).

Como estimador de la producción de semillas se midió la lluvia de semillas desde mediados de febrero hasta mediados de agosto (banco potencial de semillas *sensu* Marone *et al.* 2004). De aquí en adelante cuando se hable de la producción de semillas se estará haciendo referencia al banco potencial de semillas. Las trampas de semillas fueron construidas siguiendo las recomendaciones de Price & Joyner (1997). Las mismas consistieron en frascos plásticos de 5 cm de radio con numerosos agujeros (entre 20 y 30) de 1.5 mm de diámetro en su base a fin de facilitar el drenaje de agua pero evitar la pérdida de

semillas. En la parte superior se colocó un embudo plástico sin vástago sujeto al frasco para permitir la entrada de semillas pero evitar el ingreso de pequeños mamíferos o la salida de los artrópodos que ingresaran a la trampa y pudieran extraer las semillas capturadas. A lo largo de una transecta de 500 m se ubicaron 10 estaciones de muestreo equiespaciadas, en cada una de las cuales se situaron dos trampas en suelo desnudo y dos bajo la cobertura de un arbusto de *Larrea divaricata*, los dos micrositios que representan más del 60% de cobertura en el área de estudio (Marone *et al.* 2004). Para minimizar el ingreso de semillas arrastradas por el viento a las trampas, las mismas fueron enterradas con 1 cm del borde superior por encima del nivel del suelo. Además, las trampas ubicadas bajo el arbusto, fueron enfrentadas en una dirección perpendicular a la dirección predominante de viento a fin de evitar la obstrucción diferencial del viento por el tronco. Luego, se examinó el contenido de las trampas bajo la lupa, y las semillas de gramíneas presentes fueron contabilizadas e identificadas en base a bibliografía (Peralta & Rossi 1997) y a una colección de referencia. Entre su colocación en febrero y su retiro en agosto las trampas fueron renovadas una única vez (durante mayo). Dado el largo período que las muestras pasaron en el campo, se decidió realizar la estimación a partir del total de semillas encontradas y no solo de aquellas que se encontraban viables ya que las condiciones climáticas durante el muestreo podrían favorecer diferencialmente que las semillas capturadas se enmohecieran o se mantuvieran intactas. Para el cálculo del valor anual de producción de semillas primero se promedió el número de semillas atrapadas en las dos muestras de cada estación de muestreo correspondientes a cada micrositio (quedando 10 valores para cada micrositio) para cada uno de los dos períodos de muestreo (de febrero a mayo, y de mayo a agosto). Luego, se promedió el valor obtenido de las 10 estaciones de muestreo para cada micrositio (quedando un valor para cada micrositio para cada período de muestreo). Por último, se calculó el valor promedio entre los mismos para cada período de muestreo. El valor anual se calculó sumando los promedios obtenidos para cada período de muestreo, obteniendo así el valor promedio del banco de semillas potencial generado anualmente en los micrositios de mayor cobertura en el ambiente.

Los valores de precipitación desde el 1 de septiembre hasta el 31 de diciembre fueron obtenidos de los registros de la estación meteorológica ubicada

en la Reserva. La abundancia relativa de artrópodos se estimó usando trampas de caída que consistieron en vasos plásticos con 200 ml de líquido (4 partes de agua por 1 de etilenglicol y unas gotas de detergente). Las trampas se ubicaron sobre una transecta en cinco estaciones de muestreo equiespaciadas por 100 m. En cada estación de muestreo se ubicaron dos trampas en suelo desnudo y dos bajo la cobertura de un arbusto de *L. divaricata*, y las trampas permanecieron activas 72 hs durante el mes de febrero. El contenido de las trampas fue conservado en alcohol para ser examinado bajo lupa en el laboratorio. Los artrópodos fueron contabilizados, medidos e identificados hasta Orden (con excepción de los himenopteros que fueron diferenciados en dos grupos: hormigas y otros himenopteros). La biomasa asociada a cada artrópodo fue calculada mediante fórmulas que relacionan el largo y el peso de los distintos órdenes de artrópodos presentes en Ñacuñán (Carolina Guerra Navarro, datos no publicados). El 90% de las muestras contuvieron menos de 100 hormigas, mientras que en el restante 10% se obtuvieron valores entre esa cantidad y un máximo de 873 hormigas. Dada esta alta variabilidad, es posible que los mayores valores estén relacionados más con el comportamiento característico de algunas especies de hormigas que utilizan senderos de forrajeo (los cuales, al pasar justo por la trampa provocarían que se capturaran más hormigas que las esperadas si su movimiento fuera aleatorio) o con la posibilidad de que la trampa de caída actuara como un atractor, que con una mayor abundancia relativa de hormigas en el período de muestreo. Se decidió, entonces, truncar la biomasa de hormigas por trampa hasta el valor correspondiente a 100 hormigas del tamaño promedio encontrado (3.7 mm; 33.1 mg). El valor anual de abundancia relativa de artrópodos se calculó de manera similar al de las semillas.

MUESTREO DE AVES

Se utilizó el método de captura-marcado y reavistaje/recaptura, realizando muestreos estacionales con redes de niebla y búsqueda de individuos entre la primavera de 2004 y el verano de 2010 (con excepción del otoño de 2009). Los detalles acerca del muestreo con redes de niebla y el marcado y búsqueda de las aves entre la primavera de 2004 y el invierno de 2009 se encuentran descriptos en la sección de MÉTODOS del CAPÍTULO 2. Durante la primavera de 2009 y el verano de 2010 se trabajó con 15 redes de niebla durante 3 días consecutivos (180

y 160 horas de red, respectivamente) y se realizaron 39 horas de búsqueda durante la primavera y 22 horas de búsqueda durante el verano (para ver las horas de redes y de búsqueda de los períodos anteriores ver tabla 1 en CAPÍTULO 2).

ANÁLISIS DE DATOS

CARACTERIZACIÓN DE VARIABLES AMBIENTALES

Para caracterizar la producción de semillas, la abundancia de artrópodos y las precipitaciones a lo largo del estudio se construyó un índice. Primero, se calculó el promedio de las estimaciones del período 2005-2009 para la producción de semillas, 2005-2010 para la abundancia de artrópodos y 2000-2009 para las precipitaciones (Tabla 1). Finalmente, se construyeron los intervalos de confianza del 95% para cada variable y se estandarizaron (i.e., se dividió la diferencia entre el valor de cada año y el promedio de la variable sobre el margen de confianza del intervalo) para construir un índice. Así, valores superiores a 1 indican que el valor de la variable se encuentra por encima de lo esperado (con un 95% de confianza) en un año promedio (i.e., año húmedo, año de alta producción de semillas o año de alta abundancia de artrópodos) y valores inferiores a -1 indican que el valor de la variable se encuentra por debajo de lo esperado (i.e., año seco, año de baja producción de semillas o año de baja abundancia artrópodos).

ABUNDANCIA DE ADULTOS

El número de capturas cada 100 horas de red se utilizó como un índice relativo de abundancia. El principal interés en este Capítulo es estudiar la variación temporal en la abundancia. La tasa de captura (a partir de un muestreo estandarizado con redes de niebla, ver CAPÍTULO 2) sería un buen indicador de ese parámetro, sobre todo porque se realizaron comparaciones entre capturas en un mismo sitio y dentro de cada especie (Dunn & Ralph 2004, Ralph *et al.* 2004, pero ver Remsen & Good 1996). Entonces, de aquí en más, cuando se mencione la abundancia de adultos se estará haciendo referencia a su tasa de captura. La abundancia de cada especie para cada año se evaluó en la estación reproductiva y la no reproductiva. Para la estación reproductiva se sumaron todas las capturas de adultos durante la primavera y el verano. Además, se registró si el individuo capturado se encontraba reproductivamente activo a través de la presencia de

parches de incubación y protuberancias cloacales (según Ralph *et al.* 1995) a partir de la estación reproductiva 2005-06. Para la estación no reproductiva, al tener registros faltantes durante el otoño (ver CAPÍTULO 2) solo se usaron los datos de las capturas durante el invierno. Además de analizar la variación de la abundancia entre años para cada especie, se construyó un índice de la misma manera que para las variables ambientales (ver CARACTERIZACIÓN DE VARIABLES AMBIENTALES).

PRODUCTIVIDAD

El número de juveniles capturados cada 100 horas de red durante la estación reproductiva se utilizó como un índice de la productividad basado en que se ha documentado una fuerte correlación positiva entre el número de capturas de juveniles y el número de pichones para muchas especies de passeriformes (e.g., du Feu & McMeeking 1991, 2004). Sin embargo, algunos autores argumentan que cuando los juveniles tienen una gran capacidad de dispersión, su captura con redes de niebla no es un buen indicador de la productividad (Chase *et al.* 1997). Primero, no se conoce cómo es la dispersión de los juveniles de las especies estudiadas en el área por lo que no hay manera de saber, *a priori*, si esta medición será apropiada. Y segundo, basta con que la susceptibilidad a la captura de los juveniles sea constante entre años para hacer de la tasa de recaptura un índice confiable para explorar la variación interanual, el cual es el principal objetivo del presente estudio. Para caracterizar las variaciones interanuales en la captura de juveniles también se construyó un índice de la misma manera que para las variables ambientales (ver CARACTERIZACIÓN DE VARIABLES AMBIENTALES).

SUPERVIVENCIA DE ADULTOS RESIDENTES

Dada la gran movilidad de los individuos registrada durante la estación no reproductiva y que los mismos no se incorporan a la población residente (ver CAPÍTULO 2), para la estimación de la supervivencia solo se trabajó con los individuos adultos presentes durante la estación reproductiva (primavera y verano). Además, estos son los individuos que se estarían reproduciendo en el área, por lo que serían los más relevantes al momento de estudiar la dinámica de las poblaciones locales.

La estimación de la tasa de supervivencia mediante el marcado de individuos móviles no hace posible distinguir entre aquellos individuos que mueren y aquellos que emigran permanentemente, por eso la estimación que se hace es la de una supervivencia aparente (Lebreton *et al.* 1992). Así, de aquí en adelante, cuando se haga referencia a la tasa de supervivencia se estará hablando de la tasa de supervivencia aparente. En el muestreo de aves con redes de niebla, además, es imposible distinguir dentro de los individuos capturados por primera vez a aquellos que están de paso en el área (*transients* o transeúntes) de aquellos que son efectivamente residentes. Si los individuos que están de paso no son modelados como diferentes a los residentes, la tasa de supervivencia puede ser subestimada, ya que muchos de los individuos que no son recapturados entre ocasiones de muestreo no serán individuos que han muerto sino que han emigrado permanentemente. Además, si durante la estimación solo se incluyen los individuos capturados al menos en dos oportunidades (i.e., residentes) la tasa de supervivencia puede ser sobreestimada, ya que es probable que algunos de los individuos capturados una única vez no hayan estado de paso sino que serán residentes que murieron durante el período de tiempo entre su primera captura y la siguiente. Teniendo en cuenta estos inconvenientes se construyeron dos tipos de modelos de supervivencia: unos incluyendo a todos los individuos capturados como pertenecientes a un solo grupo (modelos A) y otros “excluyendo” a los individuos que fueron capturados en una única oportunidad (modelos B). Los modelos B fueron construidos como modelos “edad-dependientes” (Lebreton *et al.* 1992) aunque lo que se modela en este caso no es la edad (ya que solo se trabajó con individuos adultos) sino el paso de individuos desde la primera captura a las siguientes. En estos modelos, la supervivencia de un grupo de individuos en el período de tiempo entre su primera captura y la siguiente ocasión de muestreo es una combinación de la supervivencia real y la emigración permanente, mientras que la supervivencia en los demás períodos sería una mejor estimación de la supervivencia real de los individuos residentes (Pradel *et al.* 1997). Pero teniendo en cuenta el inconveniente antes mencionado, la supervivencia real para los individuos residentes estaría entonces entre los valores estimados para los modelos A (como límite inferior) y los modelos B (como límite superior).

Para ambos tipos de modelos se trabajó de la misma manera. La supervivencia y tasas de recaptura fueron estimadas utilizando los métodos descritos en Lebreton *et al.* (1992). Las estimaciones se realizaron usando el modelo de marcado y recaptura de individuos vivos (Cormack-Jolly-Seber) en el programa MARK (White & Burnham 1999). Las historias de captura usadas para el análisis fueron construidas a partir de las capturas y reubicaciones (considerando tanto las recapturas con redes de niebla como los reavistajes) durante la primavera y el verano, desde la primavera de 2004 hasta el verano de 2010. Así, cada historia de captura estaba compuesta por 11 períodos entre capturas, con eventos de captura separados entre sí por uno o tres períodos de tiempo, según fuera desde primavera a verano o desde verano a primavera, respectivamente. Como primer paso se construyó un modelo global en el cual se permitió a las tasas de supervivencia y recaptura variar en el tiempo. El ajuste del modelo global fue determinado usando 200 remuestreos (*bootstrap approach*, Cooch & White 2001). De esos remuestreos se extrajo un valor promedio del desvío del modelo global, el cual fue utilizado para el cálculo de un índice de sobredispersión o variación extra-binomial en los datos (*c-hat*), a fin de ajustar las estimaciones del resto de los modelos (Cooch & White 2001). El resto de los modelos se construyó a partir de la reducción de parámetros del modelo global, con combinaciones que permitieran la variación en el tiempo, la variación entre períodos (primavera-verano o verano-primavera) o la falta de variación de las tasas de supervivencia y recaptura. Todos los modelos fueron ordenados de acuerdo a su valor de QAICc, el cual tiene en cuenta el mejor ajuste del modelo penalizando el número de parámetros del mismo (i.e., AICc) teniendo en cuenta la sobredispersión de los datos (corrección por *c-hat*). Finalmente, la estimación de los parámetros fue realizada usando el promedio de los valores estimados en cada modelo, ponderados por el ajuste de los datos a cada uno de ellos (*Model averaging*, Cooch & White 2001).

Una aclaración importante en cuanto a la obtención de los datos es que durante los dos últimos períodos el esfuerzo de muestreo con redes de niebla fue cuatro veces menor que en los períodos anteriores. Sin embargo, a lo largo del estudio y para todas las especies, más del 85% de las reubicaciones fueron realizadas mediante reavistajes y no con redes de niebla, y el esfuerzo de

búsqueda de individuos marcados fue similar para todos los períodos. También es importante mencionar que la captura y reavistaje de individuos en el área continúa realizándose, y si bien es imposible demostrar que no están, los individuos residentes que no fueron reubicados durante las últimas ocasiones de muestreo tampoco han sido reubicados hasta la fecha (A. Zarco, datos no publicados). Por lo tanto, la supervivencia estimada para el último período puede estar subestimada pero, en base a las evidencias mencionadas, esa subestimación debería ser poco importante.

Resultados

CARACTERIZACIÓN DE VARIABLES AMBIENTALES

De acuerdo a lo esperado por el promedio de las variables ambientales (Tabla 1) los índices calculados indican que 2006 fue un año con condiciones previas a la reproducción muy húmedas y con una alta producción de semillas, mientras que el año 2009 fue también un año húmedo antes de la reproducción, pero la producción de semillas fue extremadamente baja (Fig. 4.a). En el caso de los artrópodos las estaciones reproductivas de 2004 y 2005 presentaron una biomasa de artrópodos mayor a lo esperado y las de 2008 y 2009 presentaron una biomasa por debajo de lo esperado (Fig. 4.a).

ABUNDANCIA DE ADULTOS

Los patrones de variación temporal en la abundancia de las capturas durante el invierno mostraron diferencias bastante marcadas entre las especies (Fig. 1). La abundancia durante los años de producción de semillas promedio (2005, 2007, 2008) fue más variable para *Z. capensis hypoleuca* (CV= 0.63), *P. torquata* (CV= 0.61), *Z. capensis choraules* (CV= 0.40) y *Z. capensis australis* (CV= 0.40) que para *S. multicolor* (CV = 0.13). Al considerar todos los años, se conservaron las diferencias pero no fueron tan marcadas (*Z. capensis hypoleuca* CV= 0.68, *P. torquata* CV= 0.79, *Z. capensis choraules* CV= 0.87, *Z. capensis australis* CV= 0.66 y *S. multicolor* CV = 0.57)

Durante la estación reproductiva, la abundancia de adultos de las especies residentes fue mucho menor que durante el invierno en *Z. capensis hypoleuca* y

P. torquata, mientras que *S. multicolor* mostró valores similares (Figs. 1 y 2). Para la especie migratoria, *P. ornata*, la abundancia de adultos en la estación reproductiva fue similar a la de las especies residentes, con la excepción de un notable pico de abundancia durante 2006-07 (Fig. 2). La variación en abundancia durante los años de producción de semillas y precipitaciones promedio (2005, 2007, 2008) siguió siendo más variable para *Z. capensis hypoleuca* (CV= 0.78) y *P. torquata* (CV= 0.78) que para *S. multicolor* (CV = 0.39), mientras que *P. ornata* mostró el valor más bajo (CV= 0.20). Al considerar todos los años, *P. ornata* mostró la mayor variación (*P. ornata* CV= 1.04, *Z. capensis hypoleuca* CV= 0.61, *P. torquata* CV= 0.54 y *S. multicolor* CV = 0.30). La abundancia de individuos reproductivos se correlacionó significativa y positivamente con la abundancia de adultos totales (Correlación de Pearson: n= 20, r= 0.79, p < 0.0001) al considerar todas las especies juntas. La correlación para las especies por separado mostró la misma tendencia pero no fue estadísticamente significativa (Correlación de Pearson: n= 5, *Z. capensis hypoleuca* r= 0.82, p= 0.090, *P. torquata* r= 0.86, p= 0.065; *S. multicolor* r= 0.82, p= 0.090 y *P. ornata* r= 0.80, p= 0.098). Dado el bajo número de réplicas en las correlaciones especie-específicas es probable que la falta de significación refleje más una falta de potencia que una falta de correlación.

Al examinar estos patrones temporales teniendo en cuenta las variaciones esperadas dentro de cada especie (según el valor promedio observado en los años de muestreo) fue posible evaluar más claramente la relación de sus abundancias con las variables ambientales. En cuanto a la abundancia de adultos durante el invierno, solo dos especies (*P. torquata* y *Z. capensis choraules*) mostraron abundancias mayores a las esperadas durante 2006, que fue el año en que se registró la mayor producción de semillas (Fig. 4.b). Por el contrario, durante 2009, un año de muy baja producción de semillas, todas las especies mostraron abundancias menores a las esperadas en función de sus abundancias promedio (Fig. 4.b.). En el caso de *Z. capensis hypoleuca*, si bien también vio afectada su abundancia durante 2009, mostró valores por encima (2005) y por debajo (2007) de lo esperado durante años de producción de semillas promedio (Fig. 4.b).

La abundancia de adultos de las especies residentes durante la estación reproductiva no parece estar asociada con la abundancia de artrópodos, la producción de semillas o las precipitaciones previas a la estación reproductiva.

Las tres especies mostraron abundancias mayores a lo esperado durante 2005, un año promedio en producción de semillas y precipitaciones y con una biomasa de artrópodos mayor a la esperada (Fig. 4.c). Pero, al mismo tiempo, durante el año de menor producción de semillas y artrópodos (2009) ninguna de las especies mostró valores diferentes a lo que se esperaría según su abundancia promedio (e incluso fueron mayores que lo esperado para *Z. capensis hypoleuca*). Tampoco mostraron abundancias por sobre lo esperado durante 2007, el año más húmedo y de mayor producción de semillas dentro del período estudiado (Fig. 4.c). En el caso de la especie migratoria, *P. ornata*, el único año en que mostró una abundancia diferente a lo esperado fue durante el año más húmedo y con mayor producción de semillas del estudio (2007, Fig. 4.c).

PRODUCTIVIDAD

Todas las especies mostraron un pico en abundancia de juveniles durante la estación reproductiva 2006-07 (Fig. 3). La correlación entre la abundancia de adultos reproductivos y la abundancia de juveniles no fue significativa (Correlación de Pearson: $n = 20$, $r = 0.13$, $p > 0.05$). Tampoco se encontró una correlación significativa entre la abundancia de juveniles durante la estación reproductiva y la abundancia de adultos en la siguiente estación no reproductiva (Correlación de Pearson: $n = 15$, $r = 0.40$, $p > 0.05$) ni reproductiva (Correlación de Pearson: $n = 15$, $r = -0.50$, $p > 0.05$).

En cuanto a su relación con las variables ambientales, durante la estación reproductiva húmeda, de alta producción de semillas y abundancia promedio de artrópodos (2006-07) se observó que, para todas las especies (tanto las residentes como la migratoria), las abundancias de juveniles fueron marcadamente superiores a lo esperado (Fig. 4.d). La única especie que mostró valores por debajo de lo esperado durante el año de baja producción de semillas y artrópodos (2009) fue *S. multicolor*, aunque esto también fue observado durante 2005 (un año de precipitaciones y producción de semillas promedio y alta abundancia de artrópodos, Fig. 4.d).

SUPERVIVENCIA DE ADULTOS RESIDENTES

La sobredispersión encontrada en el ajuste de los datos al modelo global fue bastante pequeña, mostrando valores de *c-hat* cercanos a 1 para las tres especies

(*S. multicolor*: 0.98; *P. torquata*: 1.04 y *Z. capensis hypoleuca*: 1.11). En las tres especies, y tanto para los análisis en los que se incluyeron todos los individuos capturados (modelos A) como en los que solo se tuvieron en cuenta los individuos residentes (modelos B), los modelos mejor sustentados (i.e., con menor valor de QAICc) fueron aquellos en los que la tasa de supervivencia durante el período primavera-verano y verano-primavera fueron consideradas diferentes entre sí, constantes en el período 2005-2008 y diferentes para 2009. Las tasas de supervivencia desde una estación reproductiva a la siguiente fueron muy altas (siempre mayores a 0.79) durante los años 2005-2008 para todas las especies (Tabla 2, Fig. 5). Además, las tasas de supervivencia estimadas durante esos años fueron similares para todas las especies, pero, como se esperaba, la supervivencia estimada fue levemente mayor para los modelos B que para los modelos A (Tabla 2, Fig. 5). En general, para todas las especies y para ambos tipos de modelo, la tasa de supervivencia fue relativamente constante durante 2005-2008 y disminuyó marcadamente durante el año de menor producción de semillas (2009, Tabla 2, Fig. 5). En cuanto a la longevidad de estas aves, para todas las especies se obtuvo al menos un registro de individuos anillados como adultos durante la primavera de 2004 que fueron reubicados durante la primavera de 2009 (i.e., al menos 6 años de vida).

Discusión

Las comunidades de aves en las zonas áridas y semiáridas se caracterizan por poseer una gran variación temporal en las abundancias de sus poblaciones (Wiens 1974, 1991, Dean 2004) y en este Capítulo, como en otros trabajos anteriores (e.g., Marone 1992a, Blendinger & Ojeda 2001, Lopez de Casenave 2001) se vio que el desierto del Monte central no es una excepción. Estacionalmente se encontró que las abundancias de las aves granívoras son en general mayores durante el invierno que durante el verano, lo que ha sido propuesto como una respuesta oportunista de las aves granívoras, promovida por migraciones, ya que es la estación con mayor abundancia de semillas (Marone 1992a, Lopez de Casenave 2001, Blendinger & Ojeda 2001). Interanualmente, durante el invierno, se encontraron también importantes variaciones en las

abundancias invernales, que además guardaron relación con el grado de sedentarismo de las especies (ver CAPÍTULO 2). Las especies más sedentarias, como *S. multicolor*, mostraron variaciones menores que las más móviles, y más sincronizadas con la variación local del recurso. Las aves menos sedentarias fueron mucho más variables, por lo que sus abundancias deben estar restringidas por la variación del recurso a escalas más grandes en el espacio y en el tiempo, como es usualmente propuesto para las aves de regiones áridas (Wiens 1991, Schluter & Repasky 1991, Gordon 2000, Dean 2004), que incluye también el Monte central (Marone 1992a, Blendinger & Ojeda 2001).

Wiens (1974, 1991) sugiere que las grandes fluctuaciones en la abundancia de las aves en zonas áridas y semiáridas derivan en gran parte de la extrema variabilidad en las condiciones climáticas, que llevan eventualmente a “cuellos de botella” que reducen marcadamente la densidad. En el Monte central, Lopez de Casenave (2001) mostró que las aves solo atravesarían períodos de esas características muy esporádicamente, resultados que corroboraban los hallazgos previos de Marone (1992a). De acuerdo al peso promedio de las semillas de gramíneas en Ñacuñán (aproximadamente 0.2 mg, Marone & Horno 1997), la biomasa de semillas producidas durante 2009 sería menor a 988 g/ha, un valor por debajo de la demanda energética mínima de las poblaciones de granívoros de Ñacuñán (tanto aves como otros consumidores) únicamente durante otoño e invierno (1143 g/ha, Lopez de Casenave 2001). Esta clara limitación de alimento durante ese invierno se vio reflejada en una abundancia menor a la esperada de todas las especies de aves granívoras en Ñacuñán. Se ha propuesto que es común que la abundancia de aves granívoras siga las variaciones en la abundancia de semillas, lo cual puede ser promovido por dos tipos de mecanismos. Por ejemplo, en un año de muy baja producción de semillas, el cambio en densidad de las aves granívoras más sedentarias suele darse por un aumento en la mortalidad (ya que las aves se ven perjudicadas por su gran dependencia frente a la abundancia local de ese recurso), mientras que el cambio en la densidad de las especies migratorias suele darse por movimientos (ya que las aves pueden migrar más hacia el extremo de sus distribuciones al ver agotados sus recursos por las poblaciones locales, Pulliam & Parker 1979, Pulliam & Dunning 1987). Los resultados de este Capítulo apoyan esta hipótesis ya que tanto en las subespecies migratorias (*Z. capensis australis* y *Z. capensis choraules*) como en la especie

residente más sedentaria (*S. multicolor*) no se registró ninguna captura durante el invierno del año de menor producción de semillas. Si bien mediante las capturas con redes de niebla no es posible distinguir entre muerte y emigración permanente, los patrones de movimiento encontrados en el CAPÍTULO 2 sugieren que es probable que las aves migratorias hayan continuado su migración hacia otros sitios más favorables en lugar de permanecer en el área, mientras que en el caso de *S. multicolor*, en cambio, es más probable que los individuos hayan muerto a que hayan abandonado el área.

Durante la estación reproductiva la variación interanual fue menos marcada (todas las especies mostraron coeficientes de variación más bajos que durante el invierno). Durante la estación reproductiva del año de menor producción de semillas y artrópodos ninguna especie mostró abundancias por debajo de lo esperado, a diferencia de lo observado por Marone (1992a) en Nacuñán, quien encontró una relación positiva y significativa entre la abundancia de semillas y la densidad de aves granívoras (a nivel gremial). Es muy probable que la relación encontrada en aquel trabajo se deba principalmente a una única especie, *P. ornata*, que fue más abundante y era la única para la que dicha relación era evidente (ver fig.3 en Marone 1992a). En otro trabajo realizado en el desierto del Monte, Blendinger & Ojeda (2001) documentaron la falta de relación entre la abundancia de aves granívoras en la estación reproductiva y la producción de semillas, tal como se observó en el presente Capítulo. En este Capítulo, además, tampoco se encontró relación entre la abundancia de las aves granívoras en la estación reproductiva y las precipitaciones o la abundancia de artrópodos. La producción de semillas y las precipitaciones, en cambio, sólo parecieron influir (positiva y muy marcadamente) en la abundancia de la especie migratoria *P. ornata*, en coincidencia con lo encontrado en varios trabajos previos realizados en el área (Marone 1992a, 1992b, Cueto *et al.* 2008).

Para poder usar las tasas de captura como un índice de abundancia apropiado para el estudio de parámetros demográficos, se debe hacer el supuesto de que el número de adultos capturados es directamente proporcional a la abundancia de adultos reproductivos (Chase *et al.* 1997). En el presente Capítulo, las tasas de captura de todos los individuos (reproductivos o no) y aquellos con signos de actividad reproductiva estuvieron correlacionadas, indicando que

ambas tasas proveen un mismo índice de abundancia de adultos que sería adecuado en el estudio de sus parámetros poblacionales. Sin embargo, es importante mencionar los resultados obtenidos en el CAPÍTULO 3. La densidad de aves que efectivamente se estarían reproduciendo (i.e., las que mantenían territorios) sí fue mayor durante el año de mayor abundancia de semillas. Es altamente probable que los cambios en la densidad de aves activamente reproductivas se vean enmascarados por la mayor o menor abundancia de individuos no territoriales (*floaters*). Si bien en algunos trabajos se indica que es más frecuente observar individuos adoptando este tipo de estrategia en años en los que la abundancia de alimento es mayor (aunque las densidades de aves reproductivas se mantengan constantes, Arcese & Smith 1988, Brown & Long 2007), esto no pudo ser establecido en el presente trabajo.

La producción de juveniles mostró un pico notable para todas las especies durante la estación reproductiva 2006-07, que coincidió con el año más húmedo y de mayor producción de semillas y con un año promedio en abundancia de artrópodos. Sin embargo, durante 2009, el año en que la producción de semillas y artrópodos estuvo muy por debajo de lo esperado, la abundancia de juveniles no fue inferior a lo esperado, con excepción de la especie más sedentaria (*S. multicolor*). Esto indica que la producción de semillas y la abundancia de artrópodos no serían el único factor, o el más fuerte, asociado a la producción de juveniles. Las precipitaciones, durante 2009, estuvieron por encima de lo esperado. Esto podría indicar que las precipitaciones están más asociadas con una mayor productividad de las aves granívoras que la producción de semillas o artrópodos por sí sola. Usualmente, en los ambientes áridos, las precipitaciones previas a la estación reproductiva han sido identificadas como el principal disparador de la productividad, ya que se asocian con una mayor producción de alimento, tanto semillas como artrópodos (e.g., George *et al.* 1992, Morrison & Bolger 2002). Por su carácter tan variable y la dificultad de diferenciar entre la abundancia de artrópodos y su disponibilidad para las aves (en especial sin conocer en detalle la dieta insectívora de estas especies) podría ocurrir que cambios en las precipitaciones produzcan cambios en órdenes de artrópodos o en fases de su ciclo de vida que no son susceptibles a la captura con trampas de caída (e.g., insectos voladores o larvas más asociados a la vegetación que al suelo). En la estación reproductiva en que se registró el pico de productividad para las aves

granívoras, sin embargo, no se registró un aumento en las capturas de juveniles de las especies insectívoras residentes como ser *Stigmatura budytoides* y *Asthenes baeri* (datos no publicados). Por lo tanto, tampoco las precipitaciones (si es que actúan a través de su asociación con la abundancia de artrópodos particulares) podrían considerarse, por sí solas, como una buena explicación de la productividad de las aves granívoras. Podría ocurrir, en cambio, que tanto la producción de semillas como las precipitaciones (actuando juntas) tengan efecto en la productividad, la primera en la condición de los adultos y la segunda en la de los juveniles. Para muchas aves se conoce que la escasez o abundancia de alimento durante la estación no reproductiva puede tener consecuencias notorias en la performance de los individuos durante la siguiente estación reproductiva (*carryover effects*: e.g., Martin 1987, Marra *et al.* 1998, Robb *et al.* 2008). Aunque este escenario parece posible, para corroborarlo se necesitan más estudios de ecología reproductiva de estas aves granívoras que tengan en cuenta tanto la condición de los adultos como la supervivencia de los juveniles.

En el presente Capítulo no se encontró una asociación entre el número de capturas de adultos reproductivos y la producción de juveniles. Esto puede indicar que el número de juveniles producidos por cada pareja no es lineal entre estaciones reproductivas, lo que podría darse, por ejemplo, si las aves producen un diferente número de pichones y/o si la misma cantidad de pichones poseen una supervivencia diferencial hasta abandonar el nido dependiendo de las condiciones ambientales. Ninguna de estas opciones parece probable ya que, a excepción de *P. ornata*, el tamaño de puesta para las aves granívoras en Ñacuñán es constante a lo largo de períodos muy variables en las condiciones ambientales, y el éxito reproductivo es también constante o incluso menor en años húmedos (Mezquida & Marone 2001, 2003). El éxito reproductivo en los trabajos mencionados fue medido como el número de nidos exitosos independientemente del número de pichones que volaron, lo cual no necesariamente indica el número de juveniles producidos por pareja reproductiva. Sin embargo, la principal causa de fracaso de las nidadas en Ñacuñán es la predación (Mezquida & Marone 2001), que generalmente conlleva a la muerte de toda la nidada (Martin 1995). Igualmente, la supervivencia de los juveniles una vez que abandonan el nido puede estar involucrada, y no hay información al respecto. Otra posible explicación es que la producción de juveniles medida mediante la captura con

redes de niebla esté estimando la productividad de un área mucho más amplia que la abarcada por el muestreo (Chase *et al.* 1997), lo que sería probable dada la alta dispersión de los juveniles en el área (ver CAPÍTULO 2). Sin embargo, esta falta de asociación con la abundancia de adultos no necesariamente implica que la captura de juveniles no esté en concordancia con la productividad local (solo oculta los mecanismos), y mucho menos implica que no refleje su variación temporal. Además, aunque la abundancia de aves reproductivas medida mediante capturas con redes de niebla no mostró asociación con la producción de juveniles, la observación de una mayor densidad de territorios durante la estación reproductiva 2006-07 (CAPÍTULO 3) podría estar relacionada con la mayor producción de juveniles en esa estación reproductiva. Igualmente, si bien los datos de redes no pueden identificar las causas específicas de la variación en el éxito reproductivo, esta técnica provee evidencia de la relación existente entre los eventos durante la estación reproductiva y los subsecuentes cambios en la población (Chase *et al.* 1997). En el presente Capítulo no se encontró relación entre la producción de juveniles durante la estación reproductiva y la abundancia de adultos durante la siguiente. Esto indica que las fluctuaciones interanuales en la abundancia de individuos adultos no proviene de cambios a corto plazo en la productividad local, sino que estaría reflejando movimientos de individuos desde y hacia el área de estudio, en su mayoría no reproductivos, lo que también ha sido observado en otras comunidades de aves dominadas por especies móviles (e.g., Temple & Wiens 1989, DeSante 1990, George *et al.* 1992).

Ambos modelos de supervivencia mostraron que durante los años de producción promedio de semillas y el año de mayor producción de semillas la supervivencia de las tres especies residentes fue alta y constante. Los altos valores encontrados están de acuerdo a lo esperado para especies tropicales y del Hemisferio Sur (e.g., Rowley & Russell 1991, Yom-Tov *et al.* 1992). Sin embargo, hace falta mucha más información acerca de la supervivencia de aves passeriformes en América del Sur (Martin 1996) y la información provista en este Capítulo sería, ciertamente, la primera en documentar la supervivencia de *P. torquata* y *S. multicolor* y uno de los pocos trabajos con passeriformes en estas latitudes.

Para *P. torquata* y *Z. capensis hypoleuca* la supervivencia solo se vio afectada durante el último período, que coincidió con el de menor producción de

semillas. La baja abundancia y capturabilidad de *S. multicolor* durante el último período hizo que la tasa de supervivencia estimada fuera imprecisa, aunque mostró la misma tendencia que para las otras dos especies y para el modelo que incluyó a todos los individuos de su misma especie. En otras aves que se alimentan de semillas durante el invierno se ha documentado también un aumento en la mortalidad de adultos durante períodos de escasez de semillas (e.g., Tinbergen *et al.* 1985, Eraud *et al.* 2009). Aunque la baja supervivencia durante 2009 puede estar relacionada con la baja abundancia de aves granívoras residentes capturadas durante ese invierno, la supervivencia constante en los primeros años, acompañada de una gran variabilidad de la abundancia de adultos, sugiere también que la variación interanual en la abundancia de estas especies se encontraría la mayor parte del tiempo influenciada más por condiciones ambientales y movimientos de individuos que por factores que afectan la supervivencia durante el invierno (e.g., Chase *et al.* 1997).

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Víctor Cueto, Luis Marone y Javier Lopez de Casenave por sus valiosos comentarios que ayudaron a mejorar la calidad de versiones previas de este Capítulo. Agradezco también la generosidad de Agustín Zarco al compartir parte de sus datos no publicados, la ayuda de Eugenia Herwig y Carolina Guerra Navarro en la cuantificación y determinación de semillas y artrópodos, y el consejo de Alexis Cerezo y Jeffrey Thompson en el uso del programa MARK.

Tabla 1 – Caracterización de variables ambientales durante las estaciones reproductivas (PV) y no reproductivas (OI) del período de muestreo. Se muestran la estimación de la producción anual de semillas (febrero-agosto), las precipitaciones previas al pico de reproducción de las aves (septiembre-diciembre) y las estimaciones de la abundancia relativa de artrópodos durante el verano (para más detalles ver MÉTODOS).

	SEMILLAS (número/ m ²)	PRECIPITACIONES (mm)	ARTRÓPODOS (mg/ h.m ²)
PV 2004-05	12414	123.2	77.1
OI 2005			
PV 2005-06	16313	116.5	69.9
OI 2006			
PV 2006-07	12495	174.4	62.4
OI 2007			
PV 2007-08	11739	121.4	45.9
OI 2008			
PV 2008-09	494	103.8	38.7
OI 2009			
PV 2009-10		154.6	36.2
Promedio ± D. E.	10771 ± 6009	124 .0 ± 47.7 *	55.0 ± 17.1

* Para el cálculo de este promedio y desvío estándar se tuvieron en cuenta las precipitaciones desde 2000 hasta 2009 (n = 10)

Tabla 2 – Supervivencia aparente (S) estimada mediante el promedio de modelos (*model averaging*) a través del programa MARK para los 5 años de muestreo. Para el análisis de los modelos A se incluyeron todos los individuos capturados, mientras que en el de los modelos B solo se incluyeron los individuos capturados al menos en dos oportunidades (ver MÉTODOS). La supervivencia se calculó desde el final de la estación reproductiva hasta el inicio de la siguiente (i.e., desde febrero hasta noviembre el año que se indica en cada fila). Se indica el valor de S, el error estándar (EE) y el intervalo de confianza del 95% (IC) para tres especies residentes de aves granívoras en el desierto del Monte central. *Zonotrichia capensis* hace referencia a la subespecie residente *Z. capensis hypoleuca*.

	<i>Saltatricula multicolor</i> (n = 77)			<i>Poospiza torquata</i> (n = 88)			<i>Zonotrichia capensis</i> (n = 152)		
Modelos A									
	S	EE	IC	S	EE	IC	S	EE	IC
2005	0.81	0.04	[0.72-0.88]	0.70	0.05	[0.60-0.79]	0.77	0.06	[0.64-0.87]
2006	0.81	0.03	[0.73-0.87]	0.70	0.04	[0.61-0.77]	0.77	0.05	[0.64-0.86]
2007	0.81	0.03	[0.73-0.87]	0.70	0.04	[0.61-0.77]	0.77	0.06	[0.64-0.87]
2008	0.80	0.04	[0.71-0.87]	0.70	0.05	[0.61-0.77]	0.77	0.06	[0.64-0.86]
2009	0.37	0.12	[0.17-0.62]	0.50	0.12	[0.27-0.72]	0.63	0.17	[0.30-0.88]
MODELOS B									
	S	ES	IC	S	ES	IC	S	ES	IC
2005	0.99	0.04	[0.26-1.00]	0.96	0.04	[0.78-0.99]	0.93	0.07	[0.61-0.99]
2006	0.99	0.04	[0.26-1.00]	0.96	0.04	[0.78-0.99]	0.93	0.07	[0.61-0.99]
2007	0.87	0.05	[0.73-0.95]	0.95	0.04	[0.77-0.99]	0.90	0.07	[0.68-0.98]
2008	0.79	0.09	[0.58-0.92]	0.94	0.05	[0.71-0.99]	0.87	0.10	[0.56-0.97]
2009	0.46	0.86	[0.00-1.00]	0.66	0.15	[0.35-0.87]	0.60	0.18	[0.26-0.87]

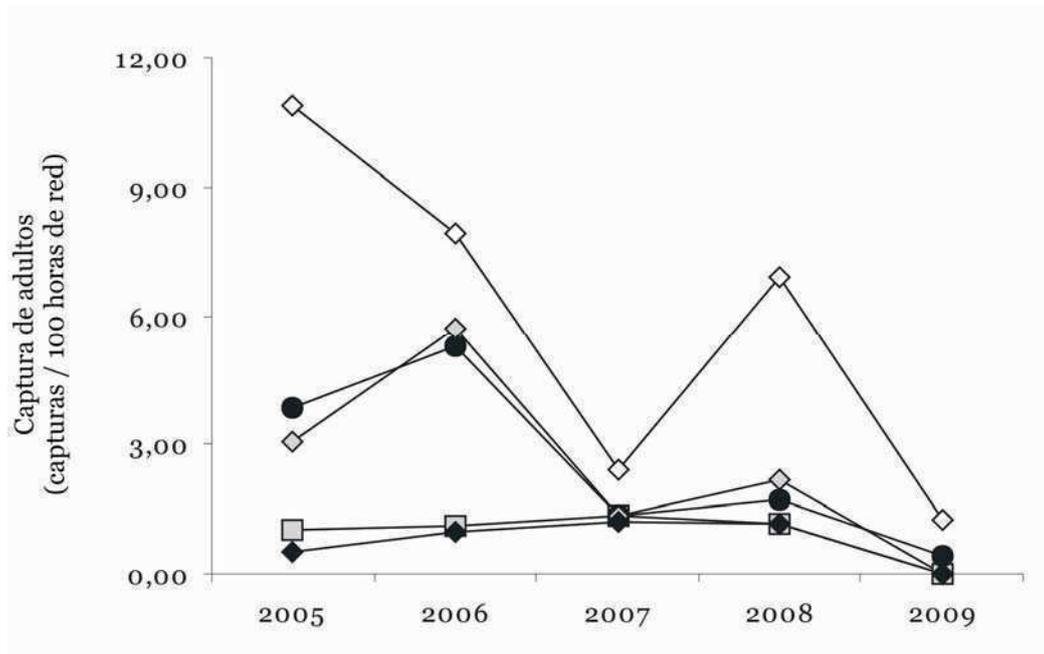


Figura 1 – Número de individuos adultos capturados cada 100 horas de red (12m de largo, 38 mm de malla) durante el invierno de los 5 años de muestreo para *Zonotrichia capensis hypoleuca* (rombos blancos), *Z. capensis australis* (rombos grises), *Z. capensis choraules* (rombos negros), *Saltatricula multicolor* (cuadrados grises) y *Poospiza torquata* (círculos negros).

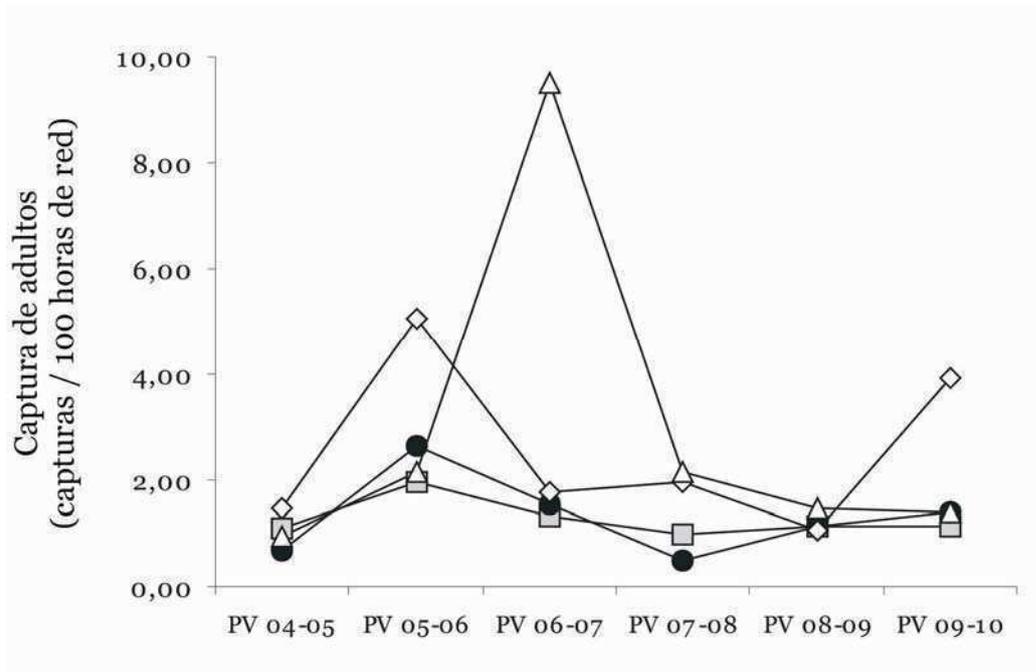


Figura 2 – Número de individuos adultos capturados cada 100 horas de red (12m de largo, 38 mm de malla) durante la estación reproductiva de los 6 años de muestreo para *Zonotrichia capensis hypoleuca* (rombos blancos), *Saltatrix multicolor* (cuadrados grises), *Poospiza torquata* (círculos negros) y *P. ornata* (triángulos blancos). Se indica la suma de las capturas durante la primavera (P) y el verano (V) correspondientes a los dos años indicados en cada categoría del eje horizontal, respectivamente.

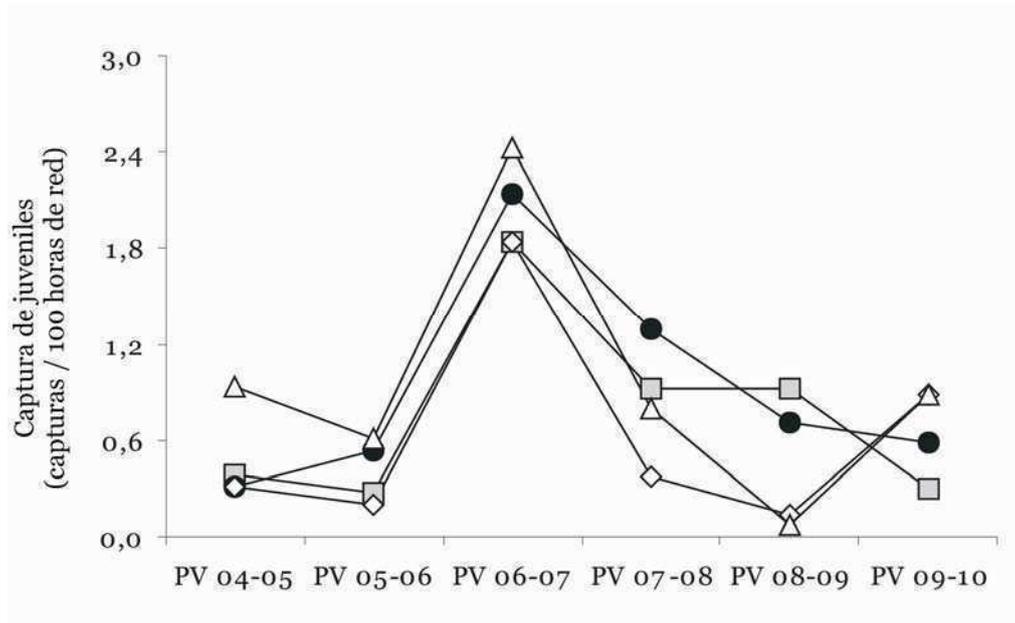


Figura 3 – Número de individuos juveniles capturados cada 100 horas de red (12m de largo, 38mm de malla) durante la estación reproductiva de los 6 años de muestreo para *Zonotrichia capensis hypoleuca* (rombos blancos), *Saltatricula multicolor* (cuadrados grises), *Poospiza torquata* (círculos negros) y *P. ornata* (triángulos blancos). Se indica la suma de las capturas durante la primavera (P) y el verano (V) correspondientes a los dos años indicados en cada categoría del eje horizontal, respectivamente.

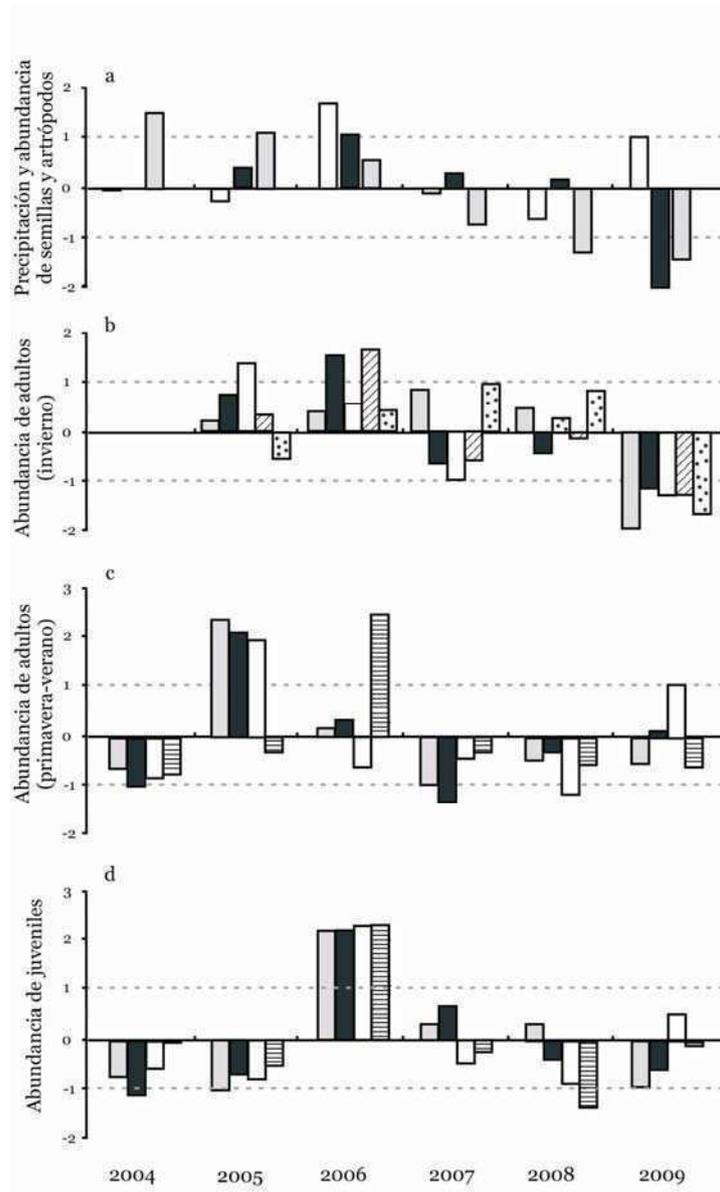


Figura 4 – Índices de: (a) precipitaciones previas a la estación reproductiva (barras blancas), producción anual de semillas de gramíneas (barras negras) y abundancia relativa de artrópodos (barras grises); (b) capturas cada 100 horas de red de adultos durante el invierno; (c) capturas cada 100 horas de red de adultos durante la estación reproductiva; y (d) capturas cada 100 horas de red de juveniles durante la estación reproductiva. Se muestran los valores de los índices para *Saltatrix multicolor* (barras grises), *Poospiza torquata* (barras negras), *Zonotrichia capensis hypoleuca* (barras blancas), *Z. capensis choraules* (barras con rayas diagonales), *Z. capensis australis* (barras con puntos) y *P. ornata* (barras con rayas horizontales). Las líneas punteadas representan los límites superior e inferior del intervalo de confianza del 95% para el valor promedio de cada variable (ver MÉTODOS).

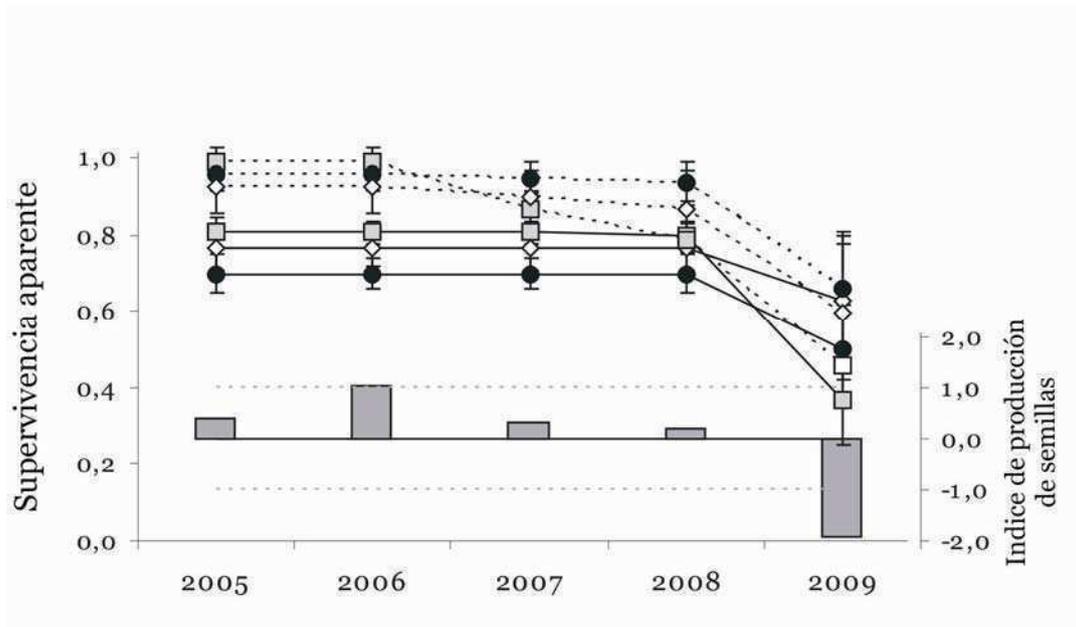
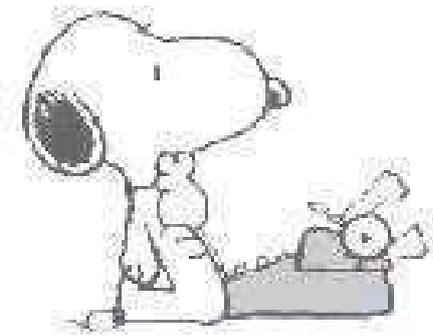


Figura 5 – Supervivencia aparente y su error estándar (ver Tabla 2) desde el fin de una estación reproductiva hasta el comienzo de la siguiente (i.e., desde febrero hasta noviembre del año indicado en el eje horizontal) durante los 5 años de muestreo para *Zonotrichia capensis hypoleuca* (rombos blancos), *Saltatrix multicolor* (cuadrados grises) y *Poospiza torquata* (círculos negros). Se indican los parámetros calculados usando modelos que incluyen todos los individuos marcados (modelos A, líneas enteras) y solo aquellos individuos capturados más de una vez (modelos B, líneas punteadas). Para una descripción detallada de los modelos ver MÉTODOS. El cuadrado blanco indica un parámetro que no pudo ser eficientemente estimado por el modelo (ver Tabla 2). Se muestran también los valores del índice de la producción anual de semillas de gramíneas (barras grises); las líneas punteadas indican los límites superior e inferior del intervalo de confianza para el valor promedio (ver MÉTODOS).

CAPÍTULO 6

DISCUSIÓN GENERAL



CAPÍTULO 6

DISCUSIÓN GENERAL

El objetivo general de esta Tesis fue evaluar factores que podrían estar involucrados en determinar el número de individuos de las poblaciones locales de aves granívoras en la porción central del desierto del Monte y, en consecuencia, hipotetizar causas plausibles involucradas en la estructuración de este ensamble de aves (ver CAPÍTULO 1). Los resultados particulares de cada uno de los Capítulos previos ya fueron discutidos a lo largo de la Tesis, por lo que en el presente Capítulo sólo se hará un breve resumen de los resultados más relevantes, y se integrarán y discutirán aquellos involucrados de manera directa con el objetivo general de la Tesis.

En la introducción (CAPÍTULO 1) se planteó que la limitación por recursos debe ocurrir cuando las demandas exceden la disponibilidad, y la performance de los individuos o la abundancia de las poblaciones, como resultado, se vean disminuidas. Se explicó que existen dos tipos de factores involucrados en la limitación de las poblaciones: los próximos (tasas de movimiento, supervivencia y productividad), relacionados con características intrínsecas de cada población, y los últimos (factores ambientales), que pueden afectar a uno o varios de los parámetros poblacionales antes mencionados. Se argumentó, además, que los factores ambientales (recursos como el alimento, las parejas o los sitios de nidificación) pueden limitar conjuntamente a las poblaciones, pero que lo más común es que alguno de ellos aparezca como el más importante, y que sus efectos varíen temporalmente. Por último, se recalcó la importancia que tienen cuestiones comportamentales como ser las interacciones intra e interespecíficas y los movimientos en el estudio de la limitación poblacional en aves. Y que así, en muchas ocasiones, el mejor resultado que se podría esperar al estudiar la

limitación de las poblaciones era comprender cuál es el factor limitante más importante para determinado grupo de individuos en un determinado período de tiempo. Los resultados de esta Tesis deben ser explorados en ese contexto, ya que para poder responder la pregunta que guió este trabajo “¿Qué podría limitar a las poblaciones de aves granívoras del Monte central?” primero debe abordarse el “cuándo” para recién empezar a tratar de explicar el “cómo”. Claramente, de acuerdo a los resultados aquí presentados y de otros estudios que fueron comentados a lo largo de este trabajo, la dinámica del ensamble de aves granívoras en Ñacuñán es bien diferente según se esté en la estación reproductiva o en la no reproductiva. Por lo que el “cuándo” será explorado separadamente en esos dos períodos del año a lo largo de esta discusión.

Durante la estación no reproductiva otros trabajos realizados en Ñacuñán mostraron que las aves granívoras no están normalmente limitadas por el alimento, sino sólo en años esporádicos de muy baja productividad (Marone 1992a, Lopez de Casenave 2001). En el presente trabajo se encontró apoyo para esta hipótesis ya que la abundancia de aves granívoras sólo pareció verse afectada durante un año de extrema escasez de semillas, mientras que en el resto de los años las abundancias parecieron variar independientemente de este recurso, ya fuera en años promedio o de alta producción (CAPÍTULO 5). Se mostró, además, que la dependencia por la abundancia local de semillas sería más marcada para las especies más sedentarias que para las más móviles (CAPÍTULOS 2, 5). A diferencia de los trabajos anteriores, en este trabajo se pudo evaluar qué factores próximos estarían involucrados. Por un lado, la abundancia de individuos juveniles no estuvo asociada con la abundancia de individuos adultos durante la estación no reproductiva siguiente (Capítulo 5) por lo que las tasas de nacimiento no estarían teniendo efecto en la abundancia local de individuos durante la estación no reproductiva. El alto grado de movimiento de gran parte de las especies de aves (CAPÍTULO 2) sugiere que este sería el factor más importante en determinar la abundancia local de las aves durante los años promedio. En los años malos este también sería el caso para la mayoría de las especies/subespecies móviles, y si bien no es claramente distinguible la emigración permanente de la mortalidad, el hecho de que individuos altamente residentes no hayan sido vueltos a ver sugiere que la mortalidad invernal también podría estar involucrada

en determinar la abundancia de las especies/individuos más sedentarios durante la estación no reproductiva en los años esporádicos de baja producción de semillas (CAPÍTULO 5).

Durante la estación reproductiva, en cambio, la producción de semillas y la abundancia de artrópodos no estuvieron asociadas a cambios en la abundancia de individuos adultos y ésta pareció variar independientemente de los recursos, ya fuera en años promedio, malos o buenos (CAPÍTULO 5). Esta falta de asociación, la superposición de territorios interespecíficos (CAPÍTULO 3), la falta de agresión interespecífica entre las aves que se alimentan principalmente de semillas durante esta época del año (CAPÍTULO 4), la alta supervivencia y fidelidad al sitio de los adultos reproductivos (CAPÍTULO 5, 2) y la producción relativamente constante de juveniles en años promedio y años malos (Capítulo 5) sugiere que el recurso semillas no sería comúnmente limitante para estas poblaciones durante la estación reproductiva. Si sólo se contara con la evidencia del aumento de la productividad y la densidad de aves territoriales durante el año de mayor producción de semillas (Capítulos 5, 3) podría pensarse en un escenario de limitación por alimento también durante esta estación. Sin embargo, dadas las evidencias antes mencionadas lo más plausible es que las aves normalmente se encuentren por encima de su *umbral de limitación* durante esta época del año ya que no hay evidencias de cambios sustanciales en la performance de los individuos o la densidad de las poblaciones durante años promedio y años malos (Wiens 1989). En cambio, el aumento del número de territorios y producción de juveniles en el año más productivo podría estar reflejando las características de historia de vida de estas especies más que una limitación por el alimento. En general, la estrategia de vida de las aves tropicales y de las regiones templadas de América del Sur se basa en una gran inversión en supervivencia (tal como se mostró en el CAPÍTULO 5 para las especies granívoras del Monte central), asociada a una menor inversión en productividad durante cada estación reproductiva (Stutchbury & Morton 2001, Martin 1996). Sólo en años superabundantes, que no implican un costo adicional en supervivencia, la productividad de estas aves podría dispararse aprovechando el excedente de alimento de manera oportunista. Esto, más que evidenciar que existe limitación durante los demás años, indica que el alimento normalmente no lo es, dado que permite a las aves tener largos

períodos de vida y una productividad anual suficiente para el mantenimiento de las poblaciones (Martin 2002). En cualquier caso, en nuestro sistema de estudio, esa alta producción no se vería reflejada en un mayor reclutamiento, lo que se evidencia en la baja recaptura de los juveniles (CAPÍTULO 2) y la falta de correlación entre los juveniles producidos durante una estación reproductiva y los adultos presentes durante la siguiente (CAPÍTULO 5), descartando nuevamente a la productividad como un factor próximo relevante al determinar la abundancia local de estas poblaciones. Además, las tasas de supervivencia fueron constantes en años buenos y años promedio; y durante la estación reproductiva siguiente al año en que se registró la mayor mortalidad aparente, la abundancia local de las aves adultas no fue diferente a lo esperado (CAPÍTULO 5). Estas evidencias sugieren que tampoco las tasas de supervivencia, sino más bien los movimientos de las aves desde y hacia el sitio de estudio, estarían involucrados en la determinación de la abundancia local de estas aves. Durante este período del año, en cambio, la ocurrencia de una activa defensa territorial (CAPÍTULOS 3 y 4), la ausencia de sitios vacantes para el establecimiento de territorios y la presencia de *floaters* (CAPÍTULO 3) indican que es probable que otros factores últimos, como los sitios de nidificación o las parejas estén involucrados en la limitación de estas poblaciones.

En base a lo discutido en el párrafo anterior, las conclusiones generales que aporta este trabajo a fin de entender la dinámica y estructuración del ensamble de aves granívoras en Ñacuñán es que, por un lado, si bien la segregación espacial intraespecífica es bien marcada durante la estación reproductiva, esto no se observa entre individuos de diferentes especies, ya que los territorios están superpuestos y no se registró agresión interespecífica. Estos resultados refuerzan la idea de que la competencia interespecífica no sería un factor preponderante en la estructuración comunitaria de este ensamble de aves, tal como fue propuesto por Lopez de Casenave (2001) para la estación no reproductiva. Además, también aportando evidencias a favor de esa hipótesis, en este trabajo se vio que, al igual que lo observado durante el invierno, el ensamble de aves granívoras no se encontraría normalmente limitado por la abundancia del alimento, sino que el espacio (asociado a la obtención de parejas y sitios de nidificación) sería un recurso más relevante. La influencia del alimento sólo se

vería evidenciada en que las aves granívoras serían capaces de capitalizar el excedente del mismo a través de aumentar su productividad en años superabundantes, una característica más asociada con el oportunismo que con la limitación o la competencia interespecífica.

Para concluir, algunas consideraciones generales acerca de los resultados y conclusiones del presente trabajo son que la mayor parte de las evidencias mostradas a lo largo de esta Tesis son correlacionales, y como tales, a pesar de contar con mucha evidencia, no necesariamente implican una causa y efecto de los patrones encontrados. Además, el trabajo sólo abarcó unas cuantas hectáreas. Tal lo propuesto por Gordon (2002), una escala pequeña probablemente no refleje exactamente los patrones regionales en la abundancia de estas especies, que quizás se ajusten mejor a la variación temporal de los recursos. Sin embargo, no se conoce a qué escala operan los procesos demográficos en las poblaciones de aves (Holmes *et al.* 1986, Chase *et al.* 1997) por lo que este primer acercamiento al estudio de los parámetros poblacionales de las aves granívoras del Monte central es valioso y permite inferir cuáles de los parámetros demográficos (supervivencia, productividad y movimientos) y qué comportamientos serían los más influyentes en la dinámica de estas poblaciones a escala local.



BIBLIOGRAFÍA

- ADAMS ES (2001) Approaches to the study of territory size and shape. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 277-303.
- AIROLA DA & RH BARRETT (1985) Foraging and habitat relationships of insect-gleaning birds in a Sierra Nevada mixed-conifer forest. *Condor* 87: 205-216
- ALCOCK J (1989) *Animal Behavior: an evolutionary approach*. Cuarta edición. Sinauer Associates, Massachusetts
- ANDERS AD & MR MARSHALL (2005) Increasing the accuracy of productivity and survival estimates in assessing landbird population status. *Conservation Biology* 19: 66-74
- ANDERSON ME & RN CONNER (1985) Northern Cardinal song in three forest habitats in eastern Texas. *Wilson Bulletin* 97:436-449
- ANDERSSON M (1980) Nomadism and site tenacity as alternate reproductive tactics in birds. *Journal of Animal Ecology* 49:175-184
- ARCESE P & JNM SMITH (1988) Effects of population density and supplemental food on reproduction in Song Sparrows. *Journal of Animal Ecology* 57: 119-136
- ATKINSON CT, KL WOODS, RJ DUSEK, LS SILEO & MK IKO (1995) Wildlife disease and conservation in Hawaii: Pathogenicity of avian malaria (*Plasmodium relictum*) in experimentally infected Iiwi (*Vestiaria coccinea*). *Parasitology* 111: S59-S69
- BADYAEV AV & ES LEAF (1997) Habitat associations of song characteristics in Phylloscopus and Hippoboscids warblers. *Auk* 114:40-46
- BAEZ S, SL COLLINS, D LIGHTFOOT & TL KOONTZ (2006) Bottom-up regulation of plant community structure in an aridland ecosystem. *Ecology* 87: 2746-2754
- BARG JJ, J JONES & RJ ROBERTSON (2005) Describing breeding territories of migratory passerines: suggestions for sampling, choice of estimator, and delineation of core areas. *Journal of Animal Ecology* 74:139-149
- BERTHOLD P (2001) *Bird migration: a general survey*. Segunda edición. Oxford University Press, Oxford
- BLENDINGER PG (2005) Abundance and diversity of small-bird assemblages in the Monte desert, Argentina. *Journal of Arid Environments* 61: 567-587
- BLENDINGER PG & RA OJEDA (2001) Seed supply as a limiting factor for granivorous birds assemblages in the Monte desert, Argentina. *Austral Ecology* 26: 413-422
- BLOCK WM & LA BRENNAN (1993) The habitat concept in ornithology: theory and applications. Pp 35-91 en: Power DM (ed). *Current ornithology*. Plenum press, New York
- BOLGER DT, MA PATTEN & DC BOSTOCK (2005) Avian reproductive failure in response to an extreme climatic event. *Oecologia* 142: 398-406
- BÖRGER L, BD DALZIEL & JM FRYXELL (2008) Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters* 11: 1-14
- BOSHOVEN J. & M TOGNELLI (1995) La Reserva de Biósfera de Ñacuñán. Relevamiento ecológico, cultural y de manejo actual. Informe inédito, IADIZA, CRICYT, Mendoza
- BOURSKI OV & W FORSTMEIER (2000) Does interspecific competition affect territorial distribution of birds? A long-term study on Siberian Phylloscopus warblers. *Oikos* 88: 341-350
- BRANDT MJ & W CRESSWELL (2008) Breeding behaviour, home range and habitat selection in Rock Firefinches *Lagonosticta sanguinodorsalis* in the wet and dry season in central Nigeria. *Ibis* 150: 495-507
- BRAWN JD & RP BALDA (1988) Population Biology of Cavity Nesters in Northern Arizona: Do Nest Sites Limit Breeding Densities? *Condor* 90: 61-71
- BROOKS MD (1997) Avian seasonality at a locality in the central Paraguayan Chaco. *Hornero* 14: 193-203
- BROWN CR, M BOMBERGER BROWN & KR BRAZEAL (2008) Familiarity with breeding habitat improves daily survival in colonial cliff swallows. *Animal Behaviour* 76: 1201-121
- BROWN DR & JA LONG (2007) What is a winter floater? Causes, consequences, and implications for habitat selection. *Condor* 109: 548-565
- BROWN DR, PC STOFFER & CM STRONG (2000) Movement and territoriality of wintering hermit trushes in southeastern Louisiana. *Wilson Bulletin* 112: 347-353
- BROWN JL (1969) Territorial behavior and population regulation in birds: A review and re-evaluation. *Wilson Bulletin* 81: 293-329
- BROWN JL & GH ORIANI (1970) Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 239-262
- BROWN JS (1989) Desert rodent community structure: A test of four mechanisms of coexistence. *Ecological Monographs* 59:1-20
- BURT WH (1943) Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24: 346-352
- CABRERA AL (1976) *Regiones Fitogeográficas argentinas*. Pp. 1-85 en: *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*. Tomo II. Fascículo I. Acme, Buenos Aires.
- CAPITANELLI R (1972) Geomorfología y clima de la Provincia de Mendoza. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 13: 15-48
- CHAPMAN FM (1940) The post-glacial history of *Zonotrichia capensis*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 77: 381-438
- CHASE MK, N NUR & GR GEUPEL (1997) Survival, productivity and abundance in a Wilsons' Warbler population. *The Auk* 114: 354-366
- CLARK LABS (1999) Clark University 950 Main Street, Worcester MA 01610-1477 USA
- CLARK RG, KA HOBSON, JD NICHOLS & S BEARHOP (2004) Avian dispersal and demography: scaling up to the landscape and beyond. *Condor* 106: 717-719
- CODY ML (1974) Competition and the structure of bird communities. Princeton University Press, Princeton
- COE SJ & JT ROTEMBERTY (2003) Water availability affects clutch size in a desert sparrow. *Ecology* 84: 3240-3249
- COOCH E & G WHITE (2001) Program MARK: A gentle introduction (9ª edición) [Online] Disponible en: <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book>
- CUETO VR, J LOPEZ DE CASENAVE & L MARONE (2008) Neotropical austral migrant landbirds: population trends and habitat use in the central Monte desert, Argentina. *Condor* 110: 70-79

- CUETO VR, J LOPEZ DE CASENAVE, MC SAGARIO & J DAMONTE (2006a) Relación aves-vegetación: importancia de los arbóreas para la avifauna del desierto del Monte. Pp. 234-236 en: Brown A *et al.* (eds). Situación ambiental argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires
- CUETO VR, L MARONE & J LOPEZ DE CASENAVE (2006b) Seed preferences in sparrow species of the Monte desert, Argentina: Implications for seed-granivore interactions. *The Auk* 123: 358-367
- DAVIES SJJF (1984) Nomadism as a response to desert conditions in Australia. *Journal of Arid Environments* 7:183-195
- DEAN, WRJ (1997) The distribution and biology of nomadic birds in the Karoo, South Africa. *Journal of Biogeography*. 24: 769-779
- DEAN WRJ (2004) *Nomadic desert birds*. Springer, Berlin
- DEBANDI G (1999) Dinámica de la comunidad de artrópodos asociados a *Larrea* (Zigophyllaceae). Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires, Argentina
- DELHEY JKV & AL SCOROLLI (2002) Abundancia relativa y estatus de residencia del pepitero chico (*Saltatricula multicolor*) en el sudoeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Hornero* 17: 41-44.
- DESANTE DF (1990) the role of recruitment in the dynamics of a Sierran subalpine bird community. *American Naturalist* 136: 429-445
- DUNN E & CJ RALPH (2004) Use of mist nets as a tool for bird population monitoring. *Studies in avian biology* 29: 1-6
- DUNNING JB & J BROWN (1982) Summer rainfall and winter sparrow densities; a test of the food limitation hypothesis. *The Auk* 99: 123-129
- ENOKSSON B & SG NILSSON (1983) Territory size and population density in relation to food supply in the Nuthatch *Sitta europaea* (Aves). *Journal of Animal Ecology* 52: 927-935
- ERAUD C, JM BOUTIN, M RIVIERE, J BRUN, C BARBRAUD & H LORMEE (2009) Survival of Turtle Doves *Streptopelia turtur* in relation to western Africa environmental conditions. *Ibis* 151: 186-190
- ESRI (2000) ArcView Spatial Analyst extension Version 2.0a. Research Institute (ESRI), Inc., Redlands, CA
- ESRI (2002) ArcView GIS Version 3.2a. Research Institute (ESRI), Inc., Redlands, CA
- FAJARDO N, AM STRONG, NG PERLUT & NJ BUCLEY (2009) Natal and Breeding Dispersal of Bobolinks (*Dolichonyx oryzivorus*) and Savannah Sparrows (*Passerculus sandwichensis*) in an Agricultural Landscape. *The Auk* 126: 310-318
- FEDY BC & BMJ STUTCHBURY (2005) Territorial defense in tropical birds: Are females as aggressive as males? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58: 414-422
- DUFEU CR & JM MCMEEKING (1991) Does constant effort netting estimate juvenile abundance? *Ring and Migration* 12: 118-123
- DUFEU CR & JM MCMEEKING (2004) Relationship of juveniles captured in constant effort netting and local abundance. *Studies in Avian Biology* 29: 57-62
- FIELD RH & GQA ANDERSON (2004) Habitat use by breeding Tree Sparrow *Passer montanus*. *Ibis* 146: 60-68
- FORMICA VA, RA GONSER, S RAMSAY & EM TUTTLE (2004) Spatial dynamics of alternative reproductive strategies: the role of neighbors. *Ecology* 85: 1125-1136
- FRETWELL SD & HL LUCAS JR (1970) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 14:16-36.
- GAVIN TA & EK BOLLINGER (1988) Reproductive correlates of breeding-site fidelity in bobolinks (*Dolichonyx oryzivorus*). *Ecology* 69: 96-103
- GEORGE TL, AC FOWLER, RL KNIGHT & LC MCEWEN (1992) Impact of a severe drought on grassland birds in western north Dakota. *Ecological Applications* 2: 275-284
- GORDON CE (2000) Movement patterns of wintering grassland sparrows in Arizona. *The Auk* 117:748-759
- GORTON JR RE (1977) Territorial interactions in sympatric song sparrow and bewick's wren populations. *The Auk* 94: 701-708
- GREENWOOD PJ & PH HARVEY (1982) The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 1-21
- GRZYBOWSKI JA (1983) Patterns of space use in grassland bird communities during winter. *Wilson Bulletin* 95: 591-602
- HALL ML, LE MOLLES, AE ILLES & SL VEHRENCAMP (2009) Singing in the face of death: male banded wrens *Thryophilus pleurostictus* sing more to playback in their last breeding season. *Journal of Avian Biology* 40: 217-224
- HANFORD P (1980) Aspects of the annual cycle in highland populations of the Rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*. *The Auk* 97: 400-403
- HARVEY PH, PJ GREENWOOD & CM PERRINS (1979) Breeding Area Fidelity of Great Tits (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology* 48: 305-313
- HINDE, RA (1956) The biological significance of the territories of birds. *Ibis* 98: 340-369
- HOI H, T EICHER & J DITTAMI (1991) Territorial spacing and interspecific competition in three species of reed warblers. *Oecologia* 87: 443-448
- HOLMES RT (2007) Understanding population change in migratory songbirds: long-term and experimental studies of Neotropical migrants in breeding and wintering areas. *Ibis* 149: 2-13
- HOLMES RT, TW SHERRY & FW STURGES (1986) Bird community dynamics in a temperate deciduous forest: Long-term trends at Hubbard Brook. *Ecological Monographs* 56: 201-220
- HOOGE PN & B EICHENLAUB (1997) *Animal Movement Extension to ArcView, Version 1.1*. Alaska Biological. Science Center, U.S. Geological Survey, Anchorage, AK, USA
- HUTTO RL (1985) Habitat selection by nonbreeding migratory land birds. Pp 455-476 en: Cody ML (ed). *Habitat Selection in Birds*. Academic Press, Orlando, Florida
- INFOSTAT (2009) InfoStat versión 2009. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina
- JAHN A, VR CUETO, MC SAGARIO, AM MAMANI, J QUILLEN VIDOZ, J LOPEZ DE CASENAVE, AG DIGIACOMO (2009) Breeding and winter site fidelity among eleven neotropical austral migrant bird species. *Ornitología Neotropical* 20: 275-283
- JAHN A, DJ LEVEY, JE JOHNSON, AM MAMANI & SE DAVIS (2006) TOWARDS A MECHANISTIC INTERPRETATION OF BIRD migration in South America. *Hornero* 21: 99-108
- JAKSIC FM, SI SILVA, PL MESERVE & JR GUTIERREZ (1997) A longterm study of vertebrate predator responses to an El Niño (ENSO) disturbance in western South America. *Oikos* 78:341-354
- KEMP PR (1989) Seed banks and vegetation processes in deserts. Pp 257-281 en: Leck MA, VT Parker & RL Simpson (eds) *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, New York
- KING DI (1974) Notes on geographical variation and the annual cycle in patagonian populations of the Rufous-Collared Sparrow *Zonotrichia capensis*. *Ibis* 116: 74-83
- KLICKA J, K BURNS & GM SPELLMAN (2007) Defining a monophyletic Cardinalini: A molecular perspective. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45: 1014-1032

- KREBS CJ (1995) Two paradigms of population regulation. *Wildlife Research* 22: 1-10
- LACK D (1954) The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press, Oxford
- LACORETZ MV (2009) Selección de hábitat por *Synallaxis albescens* en el desierto del Monte: Un análisis a dos escalas espaciales. Tesis de Licenciatura. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina
- LADEAU SL, AM KILPATRICK & PP MARRA (2007) West Nile virus emergence and large-scale declines of North American bird populations. *Nature* 447: 710-713
- LAURENCE WF & E YENSEN (1985) Rainfall and winter sparrow densities: a view from the northern great basin. *The Auk* 102: 152-158
- LEBRETON JD, KP BURNHAM, J CLOBERT & DR ANDERSON (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62: 67-118
- LEHNEN SE & AD RODEWALD (2009) Dispersal, interpatch movements, and survival in a shrubland breeding bird community. *Journal of Field Ornithology* 80: 242-252
- LIMA SL (2009) Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under risk of predation. *Biological Reviews* 84: 485-513
- LOPEZ DE CASENAVE, J (2001) Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del Monte. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina
- LOPEZ DE CASENAVE J, VR CUETO & L MARONE (2008) Seasonal dynamics of guild structure in a bird assemblage of the central Monte desert. *Basic and Applied Ecology* 9: 78-90
- LOPEZ-SEPULCRE A & H KOKKO (2005) Territorial defense, territory size and population regulation. *American Naturalist* 166: 317-329
- LOUGHEED SC, JR FREELAND, P HANDFORD & PT BOAG (2000) A molecular phylogeny of Warbling-Finches (*Pooipiza*): Paraphyly in a Neotropical Emberizid genus. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17: 367-378
- MACLEAN GL (1974) Arid-zone adaptations in southern African birds. *Cimbebasia* 3, 163-76.
- MACLEAN GL (1985) Sandgrouse: model of adaptive compromise. *South African Journal of Wildlife Research* 15: 1-6
- MARCSTRÖM V, RE KENWARD, E ENGREN (1988) The impact of predation on boreal tetraonids during vole cycles: an experimental study. *Journal of Animal Ecology* 57: 859-872
- MARES MA & ML ROSENZWEIG (1978) Granivory in North and South American deserts: rodents, birds and ants. *Ecology* 59: 235-241.
- MARES MA, J MORELLO J. & G GOLDSTEIN (1985) The Monte desert and other subtropical semi-arid biomes of Argentina, with comments on their relation to North American arid areas. Pp. 203-37 en: *Hot Deserts and Arid Shrublands* en: EVENARI M, I NOY-MEIR & DW GOODALL (eds). Elsevier Science Publishers, Amsterdam
- MARONE L (1991) Habitat features affecting bird spatial distribution in the Monte desert, Argentina. *Ecología Austral* 1: 77- 86
- MARONE L (1992a) Seasonal and year-to-year fluctuations of bird populations and guilds in the Monte desert, Argentina. *Journal of Field Ornithology* 63: 294-308
- MARONE L (1992b) Estatus de residencia y categorización trófica de las especies de aves de la Reserva de Biosfera de Nacuñán, Mendoza. *Hornero* 13: 207-210
- MARONE L & ME HORNO (1997) Seed reserves in the central Monte Desert, Argentina: implications for granivory. *Journal of Arid Environments* 36: 661-670
- MARONE, L, VR CUETO, FA MILESI & J LOPEZ DE CASENAVE (2004) Soil seed bank composition over desert microhabitats: patterns and plausible mechanisms. *Canadian Journal of Botany* 82: 1809-1816
- MARONE L, J LOPEZ DE CASENAVE & VR CUETO (1997) Patterns of habitat selection by wintering and breeding granivorous birds in the central Monte desert, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 73-81
- MARONE L, J LOPEZ DE CASENAVE J & VR CUETO (2000) Granivory in southern South American deserts: conceptual issues and current evidence. *BioScience* 50: 123-132
- MARONE L, J LOPEZ DE CASENAVE, FA MILESI & VR CUETO (2008) Can seed-eating birds exert top-down effects on grasses of the Monte desert? *Oikos* 117: 611-619
- MARONE L, BE ROSSI & J LOPEZ DE CASENAVE (1998) Granivore impact on soil-seed reserves in the central Monte desert, Argentina. *Functional Ecology* 12: 640-645
- MARRA PP & RT HOLMES (1997) Avian removal experiments: do they test for habitat saturation or female availability? *Ecology* 78: 947-952
- MARRA PP, KA HOBSON & R HOLMES (1998) Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes. *Science* 282: 1884-1886
- MARSHALL MR & RJ COOPER (2004) Territory size of a migratory songbird in response to caterpillar density and foliage structure. *Ecology* 85: 432-445
- MARTIN PR, JR FOTHERINGHAM, L RATCLIFFE & RJ ROBERTSON (1996) Response of American redstarts (suborder Passeri) and least flycatchers (suborder Tyranni) to heterospecific playback: the role of song in aggressive interactions and interference competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39: 227-235
- MARTIN PR & TE MARTIN (2001a) Ecological and fitness consequences of species coexistence: a removal experiment with wood warblers. *Ecology* 82: 189-206
- MARTIN PR & TE MARTIN (2001b) Behavioral interactions between coexisting species: song playback experiments with wood warblers. *Ecology* 82: 207-218
- MARTIN TE (1987) Food as a limit on breeding birds: a life history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 453-487
- MARTIN TE (1995) Avian life history evolution in relation to nest site, nest predation and food. *Ecological Monographs* 65: 101-127
- MARTIN TE (1996) Life history evolution in tropical and south temperate birds: What do we really know? *Journal of Avian Biology* 27: 263-272
- MARTIN TE (2002) A new view of avian life-history evolution tested on an incubation paradox. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 309-316
- MEZQUIDA ET (2001) La reproducción de algunas especies de Dendrocolaptidae y Furnariidae en el desierto del Monte central, Argentina. *Hornero* 16: 23-30
- MEZQUIDA ET (2003) La reproducción de cinco especies de Emberizidae y Fringillidae en la Reserva de Nacuñán, Argentina. *Hornero* 18: 13-20
- MEZQUIDA ET & L MARONE (2001) Factors affecting nesting success of a bird assembly in the central Monte Desert, Argentina. *Journal of Avian Biology* 32:287-296
- MEZQUIDA ET & L MARONE (2003) Comparison of the reproductive biology of two *Pooipiza* warbling-finches of Argentina in wet and dry years. *Ardea* 91: 251-262

- MIDDLETON HA, CA MORRISSEY & DJ GREEN (2006) Breeding territory fidelity in a partial migrant, the American dipper *Cinclus mexicanus*. *Journal of Avian Biology*, 37: 169-178.
- MIKAMI OK & M KAWATA (2004) Does interspecific territoriality reflect the intensity of ecological interactions? A theoretical model for interspecific territoriality. *Evolutionary Ecology Research* 6: 765-775
- MILESI FA (2006) Selección de sitios de alimentación por aves granívoras en el desierto del Monte. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina
- MILESI FA, J LOPEZ DE CASNAVE & VR CUETO (2008) Selection of foraging sites by desert granivorous birds: vegetation structure, seed availability, species-specific foraging tactics, and spatial scale. *The Auk* 125: 473-484.
- MILLER AH & D MILLER (1968) The behavioral ecology and breeding biology of the Andean Sparrow, *Zonotrichia capensis*. *Caldasia* 10: 83-154
- MOORE IT, H WADA, N PERFITO, DS BUSCH, TP HAHN & JC WINGFIELD (2004) Territoriality and testosterone in an equatorial population of the Rufous-collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*. *Animal behavior* 67:411-420
- MORELLO J (1958) La provincial fitogeográfica del Monte. *Opera Lillioana (Argentina)* 2: 1-155
- MORRISON ML & DT BOLGER (2002) Variation in a sparrow's reproductive success with rainfall: food and predator-mediated processes. *Oecologia* 133: 315-324
- MORTON ES (1975) Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist* 109:17-34
- MURRAY JR. BG (1971) The ecological Consequences of interspecific territorial behavior in birds. *Ecology* 52: 414-423
- MURRAY JR. BG (1976) A critique of interspecific territoriality and character convergence. *Condor* 78: 518-525
- NAROSKY T & D YZURIETA (2003) Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay. Edición de Oro. Vázquez Mazzini editores, Buenos Aires
- NEWTON, I (1980) The role of food in limiting bird numbers. *Ardea* 68:11-30.
- NEWTON, I (1992) Experiments on the limitation of bird numbers by territorial behaviour. *Biological Reviews* 67:129- 173.
- NEWTON I (1994) Experiments on the limitation of bird breeding densities: A review. *Ibis* 136: 397-411
- NEWTON I (1998) Population limitation in birds. Academic Press, London
- NEWTON I (2007a) Weather-related mass-mortality events in migrants. *Ibis* 149: 153-467
- NEWTON I (2007b) The ecology of bird Migration. Academic Press, London
- NICE MM (1941) The role of territory in bird life. *American Midland Naturalist* 26: 441-487
- NOBLE GK (1939) The role of dominance in the life of birds. *The Auk* 56: 263-273
- NOY-MEIR I (1973) desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25-51
- ORIANOS GH & MF WILLSON (1964) Interspecific territories of birds. *Ecology* 45: 736-745
- PATTERSON IJ (1980) Territorial behavior and the limitation of population density. *Ardea* 68: 53-62
- PATTERSON TL & L.PETRINOVICH (1978) Territory size in the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys*): Measurement and stability. *Condor* 80: 97-98
- PERALTA, IE & BE ROSSI (1997) Guía para el reconocimiento de especies del banco de semillas de la Reserva de Biósfera de Ñacuñan (Mendoza, Argentina). *Boletín de extensión Científica* 3: 1-24.
- PERKINS DW & PD VICKERY (2001) Annual survival of an endangered passerine, the Florida Grasshopper Sparrow. *Wilson Bulletin* 113:211-216
- PERLUTT NG, AM STRONG, TM DONOVAN & NJ BUCKLEY (2008) Grassland songbird survival and recruitment in agricultural landscapes: Implications for source-sink demography. *Ecology* 89: 1941-1952
- PILONI G (2002) Revisión Sistemática de las subespecies de *Zonotrichia capensis* y su distribución geográfica en la República Argentina. *Physis Secc. C* 60: 1-23
- POL RG, GI PIRK & L MARONE (2010) Grass seed production in the central Monte desert during successive wet and dry years. *Plant Ecology* 208: 65-75
- POLIS GA (1991) Desert communities: an overview of patterns and processes. Pp. 1-26 en: *The ecology of desert communities*. Polis GA (ed). University of Arizona Press, Tucson
- PÖYSA H & S PÖYSA (2002) Nest-site limitation and density dependence of reproductive output in the common goldeneye *Bucephala clangula*: implications for the management of cavity-nesting birds. *Journal of Applied Ecology* 39: 502-510
- POULIN B, G LEFEBVRE & R MCNEIL (1993) Variations in bird abundance in tropical arid and semi-arid habitats. *Ibis* 135: 432-441.
- PRADEL R, JE HINES, JD LEBRETON & D NICHOLS (1997) Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics* 53: 60-72
- PRICE MV & JW JOYNER (1997) What resources are available to desert granivores: seed rain or soil seed bank? *Ecology* 78: 764-773
- PRUETT-JONES SG & MJ LEWIS (1990) Sex ratio and habitat limitation promote delayed dispersal in Superb Fairy Wrens. *Nature* 348:342-343
- PULLIAM HR (1975) Coexistence of sparrows: A test of community theory. *Science* 189: 474-476
- PULLIAM HR (1983) Ecological Community Theory and the coexistence of Sparrows. *Ecology* 64: 45-52
- PULLIAM HR & JB DUNNING (1987) The influence of food supply on local density and diversity of Sparrows. *Ecology* 68: 1009-1014
- PULLIAM HR & TA PARKER III (1979) Population regulation of Sparrows. *Fortschritte der Zoologie*. 25: 137-147
- RAITT RJ & SL PIMM (1976) Dynamics of bird communities in the Chihuahuan desert, New Mexico. *Condor* 78: 427-442
- RALPH CJ, GR GEUPEL, P PYLE, TE MARTIN, DF DESANTE & B MILA (1995) Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. General Technical Report, Albany, CA: Pacific Southwest Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture
- RALPH CJ, EH DUNN, WJ PEACH & CM HANDEL (2004) Recommendations for the use of Mist nets for inventory and monitoring of bird populations. *Studies in Avian Biology* 29: 187-196
- REED TM 1982. Interspecific territoriality in the chaffinch and great tit on islands and the mainland of Scotland: Playback and removal experiments. *Animal Behaviour* 30: 171-181
- REMSEN JR JV & DA GOOD (1996) Misuse of data from mist-net captures to assess relative abundance in bird populations. *Auk* 113: 381-398
- REMSEN JR JV, CD CADENA, A JARAMILLO, M NORES, JF PACHECO, J PÉREZ-EMÁN, MB ROBBINS, FG STILES, DF STOTZ & KJ ZIMMER (Version 2010) A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. Disponible en: <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/saccbaselie.html>
- ROBB GN, RA McDONALD, DE CHAMBERLAIN, SJ REYNOLDS, THE HARRISON & S BEARHOP (2008) Winter feeding of birds increases productivity in

- the subsequent breeding season. *Biology Letters* 4: 220-223
- ROBINSON D (1989) Interspecific aggression and territorial behavior between Scarlet Robin *Petroica multicolor* and Flame Robin *P. phoenicea*. *Emu* 89: 93-101
- ROBINSON RA, SR BAILLIE & HQP CRICK (2007) Weather-dependent survival: implications of climate change for passerine population processes. *Ibis* 149: 357-364
- ROBINSON SK & J TERBORGH (1995) Interspecific Aggression and Habitat Selection by Amazonian Birds. *Journal of Animal Ecology* 64: 1-11
- RODENHOUSE NL & RT HOLMES (1992) Results of experimental and natural food reductions for breeding blackthroated blue warblers. *Ecology* 73: 357-372.
- RODENHOUSE NL, TW SHERRY & RT HOLMES (1997) Site-dependent regulation of population size: new synthesis. *Ecology* 78: 2025-2042
- ROIG FA (1971) Flora y vegetación de la Reserva Forestal de Ñacuñán. *Deserta* 1: 25-232
- ROSHIER DA, VAJ DOERR & ED DOERR (2008) Animal movement in dynamic landscapes: interaction between behavioural strategies and resource distributions. *Oecologia* 156: 465-477
- ROTHSTEIN SI & RC FLEISCHER (1987) Vocal dialects and their possible relation to honest status signaling in the brown-headed cowbird. *Condor* 89: 21-23
- ROWLEY I & E RUSSELL (1991) Demography of passerines in the temperate southern hemisphere. Pp 22-44 en: Perrins CM, JD Lebreton & GJM Hirons (ed) *Bird population studies: Relevance to conservation and management*. Oxford University Press, Oxford
- SABAT P, G CAVIERES, C VELOSOS & M CANALS (2006) Water and energy economy of an omnivorous bird: Population differences in the Rufous-collared Sparrow (*Zonotrichia capensis*). *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, 144: 485-490
- SAETHER BE, TH RINGSBY, O BAKKE & EJ SOLBERG (1999) Spatial and temporal variation in demography of a House Sparrow metapopulation. *Journal of Animal Ecology* 68: 628-637
- SAGARIO MC (2008a) *Poospiza torquata* en B López-Lanús (ed) *Sonidos de aves del Cono Sur*. Audiornis Producciones. Buenos Aires, Argentina
- SAGARIO MC (2008b) *Poospiza ornata* en B López-Lanús (ed) *Sonidos de aves del Cono Sur*. Audiornis Producciones. Buenos Aires, Argentina
- SAVALLI UM (1990) Interspecific aggression for food by a granivorous bird. *Condor* 92: 1082-1084
- SCHLUTER D & RR REPASKY (1991) Worldwide limitation of finch densities by food and other factors. *Ecology* 72: 1763-1774
- SCHOENER TW (1968) Sizes of feeding territories among birds. *Ecology* 49: 123-141
- SEELYNK & GN LOUW (1980) First approximation of the effect of rainfall on the ecology and energetics of a Namib desert dune ecosystem. *Journal of Arid Environments* 3: 25-54
- SIEGEL S & CASTELLAN JR NJ (1988) *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. 2ª edición, McGraw-Hill, Singapur
- SINCLAIR ARE (1984) The function of distance movements in vertebrates. Pp 240-258 en: Swingland IR & PJ Greenwood (eds). *The ecology of animal movement*. Clarendon Press, Oxford
- SINCLAIR ARE (1989) Population regulation in animals. En: Cherrert JM (ed). *Ecological Concepts*. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- SMITH KG (1982) Drought-induced changes in avian community structure along a montane sere. *Ecology* 63: 952-961
- SMITH SM (1978) The underworld in a territorial sparrow: adaptive strategy for floaters. *American Naturalist* 112: 571-582
- SMITH TM & HH SHUGART (1987) Territory size variation in the Ovenbird: The role of habitat structure. *Ecology* 68: 695-704
- STAMPS J (1995) Motor Learning and the Value of Familiar Space. *American Naturalist* 146: 41-58
- STATSOFT INC. (1999) *STATISTICA for Windows* [Computer program manual]. Tulsa, OK. Sitio web: <http://www.statsoft.com>
- STUTCHBURY BJ & ES MORTON (2001) *Behavioral Ecology of Tropical birds*. Academic Press, San Diego
- TEMPLE SA & JA WIENS (1989) Bird populations and environmental changes: can birds be bioindicators? *American Birds* 43: 260-270
- THORNGATE N & M PARSONS (2005) Rufous-crowned Sparrow (*Aimophila ruficeps*). En: *The Coastal Scrub and Chaparral Bird Conservation Plan: a strategy for protecting and managing coastal scrub and chaparral habitats and associated birds in California*. California Partners in Flight. Sitio web: <http://www.prbo.org/calpif/htmldocs/scrub.html>
- TILMAN D (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2-16
- TINBERGEN JM, JH VANBALEN & HM VANECK (1985) Density dependent survival in an isolated Great Tit population: Kluver's data reanalyzed. *Ardea* 73: 38-48
- TUBARO PL & DA LIJMAER (2006) Environmental correlates of song structure in forest grosbeaks and saltators. *Condor* 108: 120-129
- VELANDO A, H DRUMMOND & R TORRES (2006) Senescent birds redouble reproductive effort when ill: confirmation of the terminal investment hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London B* 273: 1443-1448
- WEBSTER JD & JR WEBSTER (1999) Skeleton and genera of sparrows (Emberizinae). *The Auk* 116: 1054-1074
- WHITE TCR (2008) The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. *Biological Reviews* 83: 227-248
- WHITE GC & KP BURNHAM (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: 120-139
- WHEEL WRIGHT NT & RA MAUK (1998) Philopatry, natal dispersal, and inbreeding avoidance in an island population of Savannah sparrows. *Ecology* 79: 755-767
- WHEEL WRIGHT NT & JD RISING (1993) Savannah Sparrow (*Passerculus sandwichensis*). En: Poole A & F Gill (eds). *The Birds of North America*, No. 45. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, y the American Ornithologists' Union, Washington, DC
- WIENS JA (1974) Climatic instability and the "ecological saturation" of bird communities in north american grasslands. *Condor* 76: 385-400
- WIENS JA (1989) *The ecology of bird communities*. Cambridge University Press, Cambridge
- WIENS JA (1991) *The Ecology of Desert Birds*. En: Polis GA (ed). *The Ecology of Desert Communities*. Univ. Arizona Press, Tucson
- WIENS JA, JT ROTENBERRY & B VAN-HORNE (1985) Territory size variations in shrubsteppe birds. *The Auk* 102: 500-505
- WIENS JA, JT ROTENBERRY & B VAN-HORNE (1986) A lesson in the limitation of field experiments: shrubsteppe birds and habitat alteration. *Ecology* 67: 365-376
- WIENS JA, JT ROTENBERRY & B VAN-HORNE (1987) Habitat occupancy patterns of north american shrubsteppe birds: the effects of spatial scale. *Oikos* 48: 132-147
- WINER BJ (1971) *Statistical principles in experimental design*, 2ª ed. McGraw-Hill. Kogakusha, Ltd. Tokyo, Japan

- WORTON BJ (1987) A review of models of home range for animal movement. *Ecological Modeling* 38: 277-298
- YOM-TOV Y, R MCCLEERY & D PURCHASE (1992) The survival rate of Australian passerines. *Ibis* 134: 374-379
- ZANN RA, SR MORTON, KR JONES & NT BURLEY (1995) The timing of breeding of zebra finches in relation to rainfall in Central Australia. *Emu* 95: 208-222
- ZAR JH (1996) *Biostatistical analysis* (3ª edición). Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey