



UNCUYO
UNIVERSIDAD
NACIONAL DE CUYO

 **FCEN**
FACULTAD DE CIENCIAS
EXACTAS Y NATURALES
Naturaleza - Ciencia - Humanismo

CONICET

CCT - MENDOZA

Efecto del tiempo de manipulación y la rentabilidad sobre las preferencias de semillas por aves granívoras del desierto del Monte

Estévez, Rocío María

2019

**Seminario de Investigación para optar al título de
Licenciada en Ciencias Básicas con orientación en Biología**

Director

LUIS MARONE

Co-Director

SERGIO RAMÓN CAMÍN

RESUMEN

El deterioro del medio ambiente, debido a la actividad humana, causa cambios en las comunidades de seres vivos que los habitan. Esto tiene un impacto directo sobre el comportamiento de alimentación de las aves granívoras. Este estudio se propone evaluar los hábitos de alimentación, específicamente, las preferencias y sus causas, de semillas de gramíneas por tres especies de ave: *Poospiza ornata*, *Saltatoricola multicolor* y *Diuca diuca* del Desierto del Monte de Mendoza (Argentina). Según la Teoría de Forrajeo Óptimo (TFO), un animal prefiere ítems alimenticios que maximizan su consumo de energía por unidad de tiempo de manipulación. Nuestra hipótesis de trabajo es que las aves prefieren semillas que les permiten optimizar el tiempo de manipulación, la eficiencia de manipulación y la rentabilidad de la dieta. Se realizaron experimentos de elección y no elección de semillas y se evaluaron las correlaciones entre las preferencias y el tiempo de manipulación (s), la eficiencia de manipulación (g/s) y la rentabilidad (kJ/s) de semillas. Según el protocolo aplicado, el tiempo de manipulación de las distintas semillas fue diferente dentro de cada especie de ave; sin embargo, el tiempo de manipulación no incidió en las preferencias de las tres aves observadas. Los resultados obtenidos muestran que las especies de mayor tamaño de pico prefirieron las semillas más rentables y que manipularon más eficientemente, que a su vez, fueron las más grandes dentro del rango de semillas ofrecido. En cambio, la especie más pequeña prefirió semillas de todos los tamaños; por consiguiente, no hubo un efecto de la rentabilidad ni de la eficiencia sobre el comportamiento de forrajeo de esta última. Es plausible que si *P. ornata* prefiriera semillas que manipula con mayor facilidad, éstas serían demasiado pequeñas para satisfacer sus requerimientos energéticos, mientras que si prefiriera las semillas más rentables demorarían demasiado tiempo en manipularlas. En consecuencia, esta especie podría estar prefiriendo semillas que en conjunto compensen ambas variables y maximicen la eficiencia de la dieta, otorgándole una cierta flexibilidad en su comportamiento. En contraposición, la dieta de las especies de mayor tamaño, *S. multicolor* y *D. diuca*, podría verse afectada en sitios perturbados donde hay una disminución de las semillas de mayor tamaño, es decir, las preferidas por estas aves.

Palabras clave: aves granívoras, comportamiento de alimentación, eficiencia de manipulación, preferencia, rentabilidad, semillas gramíneas, tiempo de manipulación.

ABSTRACT

The environmental degradation, due to human activity, modifies the communities of species that inhabit it. Therefore, this might have a straight effect on the feeding behavior of granivorous birds. This study aims to evaluate the feeding habits, specifically, the preferences, and their causes, of grass seeds by three bird species: *Poospiza ornata*, *Saltatricula multicolor* and *Diuca diuca* from the desert of Mendoza (Argentina). According to Optimal Foraging Theory (OFT), an animal must prefer items that maximize its energy per unit of handling time. Our hypothesis is that birds prefer seeds that allow them to optimize handling time, handling efficiency and the profitability of the diet. The experimental evaluation of seeds preferences was carried out by a combination of choice and non-choice trials, that were correlated with handling times (s), handling efficiency (g/s), and profitability (kJ/s) of seeds. According to the protocol applied, the handling time of all the seeds was different in each bird species; however, the handling time did not affect the preferences of the three birds observed. The results obtained show that the species with larger beaks preferred the most profitable seeds and the seeds that they handled more efficiently, which are the largest seeds in the range of seeds offered. In contrast, the species with the smallest beak preferred seeds of all sizes; therefore, there was no effect of profitability or handling efficiency on the foraging behavior of the smallest bird. This could be due to the fact that the seeds that *P. ornata* handles more easily would be too small to meet their energy requirements, while the more profitable seeds would take too long to handle. Consequently, this bird could prefer seeds that compensate both variables and that together maximize the efficiency of the diet, given its behavioral flexibility. In contrast, the diet of the larger species, *S. multicolor* and *D. diuca*, could be affected in disturbed sites where there is a decrease in larger seeds, that is, those preferred by these birds.

Keywords: feeding behavior, granivorous birds, grass seeds, handling efficiency, handling time, preference, profitability.

“La ciencia y la vida no pueden ni deben estar separadas.

Para mí la ciencia da una explicación parcial de la vida.

Tal como es se basa en los hechos, la experiencia y los experimentos [...] la mejora de la humanidad de hoy y del futuro, merece la pena de conseguirse”.

ROSALIND FRANKLIN

ÍNDICE

ÍNDICE	5
1. INTRODUCCIÓN.....	8
2. MATERIALES Y MÉTODOS	12
2.0. CAPTURA DE AVES Y SEMILLAS EMPLEADAS	12
2.1. PREFERENCIAS DE SEMILLAS	15
2.2. TIEMPOS DE MANIPULACIÓN.....	18
2.3. CORRELACIÓN ENTRE TIEMPO DE MANIPULACIÓN Y PREFERENCIAS.....	19
2.4. CORRELACIÓN ENTRE EFICIENCIA DE MANIPULACIÓN Y PREFERENCIAS	19
2.5. CORRELACIÓN ENTRE RENTABILIDAD Y PREFERENCIAS.....	20
3. RESULTADOS.....	21
3.1. PREFERENCIAS DE SEMILLAS	21
3.2. TIEMPOS DE MANIPULACIÓN.....	24
3.3. CORRELACIÓN ENTRE TIEMPO DE MANIPULACIÓN Y PREFERENCIAS	25
3.4. CORRELACIÓN ENTRE EFICIENCIA DE MANIPULACIÓN Y PREFERENCIAS.....	25
3.5. CORRELACIÓN ENTRE RENTABILIDAD Y PREFERENCIAS	26
4. DISCUSIÓN	27
5. REFERENCIAS.....	34

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mi director Dr. Luis Marone y a mi codirector Dr. Sergio Ramón Camín por su guía, dedicación y confianza. Al apoyo institucional del Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA - CONICET), y financiero del CONICET. A la Reserva Ecológica de la Refinería YPF de Luján de Cuyo, Mendoza (Argentina), Pedro Babsia y personal a su cargo, por haberme permitido utilizar, para esta investigación, aves que han sido rescatadas del tráfico ilegal de fauna. A la Dirección de Recursos Naturales Renovables de la provincia de Mendoza (Argentina) por permitirme trabajar con aves de la Reserva de Biósfera de Ñacuñán. A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de Cuyo por la formación de excelencia que recibí. Por último, quiero agradecer a mis compañeros, amigos y familia por su ayuda y apoyo incondicional.

1. INTRODUCCIÓN

Las intervenciones de los seres humanos en los ecosistemas naturales han reducido la biodiversidad global (Pereira *et al.* 2010). Entre ellas, la degradación y fragmentación del hábitat causadas por la actividad ganadera, agrícola y forestal afectan una variedad de ambientes con pastizales en América del Sur (Azpiroz *et al.* 2012). En la porción central del Desierto del Monte, el pastoreo por animales domésticos genera cambios en la cubierta vegetal y en la composición y tamaño del banco de semillas de suelo, como por ejemplo la reducción en la cantidad de semillas de gramíneas consumidas por las aves y hormigas (Pol *et al.* 2014). El conocimiento de la dieta, selección y preferencia de semillas, y de los límites de la flexibilidad alimentaria de los animales granívoros, han permitido predecir ciertos efectos de la restricción del alimento sobre el comportamiento de forrajeo (Marone *et al.* 2017, Pol *et al.* 2017) y la persistencia de esos animales en los sitios perturbados del Monte (Pol *et al.* 2017, Sagario *et al.* en revisión). Esta información es esencial para la conservación y el manejo de sus poblaciones.

El estudio de las decisiones que toman los animales al alimentarse tiene una estructura compleja. La dieta de un organismo está definida como la proporción en la que diferentes alimentos son consumidos, y es el fenómeno más directamente *observable* a través del contenido estomacal. A pesar de que puede expresar las preferencias del animal, a menudo expresa la disponibilidad del alimento en el hábitat porque los consumidores pueden comportarse de manera oportunista (Jaksic & Marone 2007). Por otro lado, el análisis del consumo del alimento en relación con su disponibilidad en el ambiente, permite identificar los recursos que están siendo efectivamente seleccionados o consumidos en mayor medida de lo esperado por el azar (Marone *et al.* 2008), pero puede mostrar sesgos debido a la forma en que el alimento está distribuido en la naturaleza y la capacidad de exploración del animal. Por todo ello, la manera

más eficaz de estimar si las especies consumidoras son especialistas o generalistas es analizar sus preferencias, ofreciendo el alimento en condiciones experimentales controladas (i.e. todos los ítems igualmente accesibles) e igual disponibilidad. Los niveles de consumo de los diferentes ítems alimentarios indicarán las preferencias (Cueto *et al.* 2001).

Las causas de la preferencia de semillas por aves aún no están claras a pesar de haber sido estudiadas durante décadas. Se han propuesto factores como el valor nutricional (Díaz 1990, Ríos *et al.* 2012), la presencia de compuestos secundarios tóxicos (Morton & Davis 1983, Ríos *et al.* 2012) o de agua (Carrillo *et al.* 2007), el tamaño o forma de las semillas (Grant 1976, Soobramoney & Perrin 2007), así como la morfología y estructura del pico de las aves (Díaz 1990). Los animales también presentan adaptaciones conductuales que pueden explicar las preferencias, como las relacionadas con la búsqueda y el consumo de alimentos (Gutiérrez *et al.* 1998). Las aves podrían consumir las semillas de acuerdo a su capacidad de manipularlas y procesarlas, capacidad que estaría asociada plausiblemente con la morfología del pico (Pulliam 1985, Díaz 1996, Hrabar & Perrin 2002, Soobramoney & Perrin 2007) que, a su vez, varía en diferentes familias de aves (Benkman & Pulliam 1988, Díaz 1990, 1994, Hrabar & Perrin 2002). En este sentido, el tamaño del pico podría ser un determinante del tiempo empleado en manipular las diferentes semillas (Benkman & Pulliam 1988), siendo las especies de mayor tamaño más rápidas que las de menor. Las preferencias podrían depender también de la eficiencia de manipulación (la masa incorporada por unidad de tiempo), una ecuación en donde también influye la morfología y el tamaño de las semillas (Pulliam 1985).

Robert H. MacArthur y Eric R. Pianka (1966) fueron los primeros en proponer que los organismos prefieren alimentos que les permiten consumir la mayor cantidad de energía y minimizar los gastos energéticos propios de su búsqueda y manipulación, es decir, los alimentos que les otorgan el mayor beneficio con el mínimo esfuerzo y riesgo. La Teoría de Forrajeo Óptimo (TFO) afirma que los animales seleccionan alimentos para maximizar el consumo de

energía por unidad de tiempo (Schoener 1971, Pulliam 1974, Charnov 1976, Pyke *et al.* 1977). Esta teoría divide al tiempo de forrajeo en dos partes: tiempo de búsqueda y tiempo de manipulación que incluye captura, manejo e ingestión de la comida. En conclusión, de acuerdo con la TFO, un forrajeador debería maximizar:

$$\frac{E}{m + b}$$

donde ***E*** es la energía adquirida, ***m*** el tiempo de manipulación y ***b*** el tiempo de búsqueda promedio de los ítems alimenticios consumidos (Gutiérrez *et al.* 1998). Estos comportamientos habrían sido seleccionados por brindarles a algunos individuos de una especie las mejores posibilidades de supervivencia en un determinado ambiente. Por lo tanto, los animales que configuren una dieta óptima se verán favorecidos por la selección natural, aumentando el *fitness* y su abundancia en las siguientes generaciones (Begon *et al.* 2006).

Si el modelo fuese correcto, los animales granívoros preferirían las semillas de acuerdo a su rentabilidad, es decir, a su energía en función del tiempo de manipulación si se ofrecen las distintas semillas en igual proporción y disponibilidad (i.e. si el tiempo de búsqueda se igual a cero). Para poder evaluar esta afirmación se debe conocer la energía que aporta cada especie de semilla y establecer el tiempo en que es manipulada e ingerida.

Pese a que tanto el tiempo de manipulación como el contenido energético podrían estar determinando la preferencia de semillas, pocos estudios evalúan esos dos factores. Estudios recientes compararon la preferencia con la rentabilidad de varias semillas nativas y exóticas en tres especies de gorriones mexicanos, y afirmaron que las aves eligen las semillas que pueden manipular más rápido, maximizando el consumo de energía (Títulaer *et al.* 2018). Sin embargo, estos autores no midieron la contribución energética de las semillas, sino que se basaron en el supuesto de que la masa de las semillas se correlaciona positivamente con su contenido de

energía (Willson 1971). En otro estudio donde sí se midió el contenido energético y proteico de las semillas (Soobramoney & Perrin 2007), hallaron que éstos no fueron los determinantes de las preferencias sino el menor tiempo de manipulación.

La dieta (Lopez de Casenave 2001, Marone *et al.* 2008, 2017), selección (Marone *et al.* 2008) y preferencia de semillas (Cueto *et al.* 2001, 2006, Camín *et al.* 2015) por los gorriones del Desierto de Monte de Mendoza (Argentina) han sido bien descritas. Sin embargo, no hay estudios que evalúen simultáneamente todas las variables (tiempo de manipulación, eficiencia y rentabilidad) para explicar la dieta y preferencia de semillas por aves. Planteamos aquí el siguiente problema de investigación: las preferencias de semillas por tres especies de aves granívoras del Monte ¿están asociadas con menores tiempos de manipulación (s), con mayor eficiencia de manipulación (g/s) u optimizan la rentabilidad (kJ/s) de la dieta?

Nuestro objetivo es indagar sobre distintas variables que determinan la preferencia de semillas en tres especies de aves: *Pooispiza ornata*, *Saltatricula multicolor* y *Diuca diuca*. Estas aves fueron seleccionadas debido a que son especies nativas del desierto del Monte mendocino (López de Casenave 2001), que a su vez, pertenecen a la misma familia (Thraupidae; Burns *et al.* 2014), lo que podría proporcionarles algunas características similares como la morfología general pero que difieran en tamaño del pico y masa corporal (López de Casenave 2001). En efecto, las tres especies forman un gradiente de tamaño, lo que brinda la posibilidad de comparar dicha variable con las preferencias de semillas. Por último, la dieta de estas especies está compuesta principalmente por semillas (Marone *et al.* 2008) por lo que es oportuno analizar sus preferencias en condiciones de laboratorio para poder integrarlas con estudios de campo y evaluar el efecto de las perturbaciones ambientales sobre sus poblaciones.

La hipótesis de trabajo es que las aves prefieren semillas que les permite optimizar el tiempo de manipulación, la eficiencia de manipulación y la rentabilidad de la dieta. Por lo tanto, predecimos que (a) las aves preferirán aquellas semillas más fáciles de manipular, y (b) aquellas que les otorgan más masa y más energía por unidad de tiempo de manipulación.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Para poner a prueba la hipótesis, se realizaron dos tipos de experimentos. En el primero, se evaluó la preferencia de semillas utilizando un método que combina ensayos de elección y no elección (Cueto *et al.* 2001). En el segundo se evaluaron los tiempos de manipulación de cada semilla por cada ave para analizar si se corresponden con las preferencias. Además, se estimó la eficiencia de manipulación (g/s) y la rentabilidad (kJ/s) de las semillas para asociarlas con las preferencias.

2.0. CAPTURA DE AVES Y SEMILLAS EMPLEADAS

Las tres especies de aves que se utilizaron en los experimentos de alimentación fueron *P. ornata*, *S. multicolor* y *D. diuca* (Imagen 1), se capturaron 8 individuos de cada especie para llevar a cabo los experimentos (n=24 aves en total). Esas especies difieren en su masa corporal y el tamaño de sus picos (Tabla 1). Anteriormente, habían sido clasificadas en la familia Emberizidae, pero recientemente se incluyeron en Thraupidae (Burns *et al.* 2014). En la Reserva de Biósfera de Ñacuñán (34° 03'S, 67° 54.5'W), en la provincia de Mendoza (Argentina), se capturaron todos los individuos de *P. ornata*, y cuatro de *S. multicolor*. Los restantes cuatro de *S. multicolor* fueron proporcionados por la Reserva Ecológica de la Refinería de YPF, en la ruta 87 de Lujan de Cuyo, Mendoza (Argentina), al igual que todos los individuos de *D. diuca*. Se trata de organismos rescatados del tráfico ilegal de fauna pocos días antes de los experimentos. Entre los dos grupos de *S. multicolor* no hubo diferencias comportamentales, ni de preferencias, que pudieran dar indicios de que haya habido un efecto del origen. Experimentos previos de nuestro grupo de investigación, llevados a cabo con aves cazadas por los investigadores en el campo, también mostraron preferencias (y conductas) similares a las aquí reportadas. Además, todas las aves pasaron por un periodo de ambientación para brindarles las mismas condiciones antes de

empezar los experimentos. El ambiente de la Reserva de Biósfera de Nacuñán comprende un bosque abierto constituido por árboles de *Prosopis flexuosa* y *Geoffroea decorticans*, además de arbustos mayores a un metro de alto (especialmente *Larrea* sp.) y pastos (Marone 1991).

Durante un periodo de habituación de 7 d se alimentaron con semillas comerciales de *Dactylis glomerata*, *Setaria italica*, *Panicum miliaceum*, *Phalaris canariensis* y *Avena sativa* mezcladas con semillas naturales de *Digitaria californica*, *Pappophorum* spp. y *Setaria leucopila*, y agua enriquecida con vitaminas, todas *ad libitum*. Durante los experimentos, las aves fueron colocadas en jaulas individuales (50x40x40 cm), cada una de las cuales estaba equipada con una percha, platos de alimentación (9 cm diámetro x 1,5 cm alto) y bebederos, en una habitación interior con fotoperiodo artificial (12L: 12D). Al finalizar las pruebas las aves fueron liberadas en el área donde habían sido capturadas o devueltas a la Reserva de YPF, según correspondió.

Tabla 1. Valores promedio (\pm EE) de cuatro magnitudes del pico y la masa corporal para las tres especies de aves estudiadas. Los datos, excepto para volumen del pico, fueron obtenidos de Lopez de Casenave (2001).

	Longitud pico (mm)	Ancho pico (mm)	Altura pico (mm)	Volumen del pico (mm ³)	Masa corporal (g)
<i>Poospiza ornata</i>	9.31 \pm 0.11	5.20 \pm 0.07	5.38 \pm 0.07	260.58 \pm 9.98	12.68 \pm 0.21
<i>Saltatricula multicolor</i>	11.21 \pm 0.09	6.79 \pm 0.07	7.26 \pm 0.05	552.72 \pm 13.94	22.41 \pm 0.20
<i>Diuca diuca</i>	11.40 \pm 0.10	7.28 \pm 0.08	7.86 \pm 0.07	652.49 \pm 18.7	25.02 \pm 0.17



Imagen 1. Las tres aves granívoras del Desierto del Monte de Mendoza bajo estudio (Ilustraciones: Estévez, Rocío María).

Para los experimentos se utilizaron ocho especies de semillas: tres de origen natural, extraídas de plantas en la Reserva de Biósfera Ñacuñán: *D. californica*, *Pappophorum* spp., *S. leucopila* y cinco comerciales: *D. glomerata* “pasto ovillo”, *S. italica* “moha”, *P. miliaceum* “mijo”, *P. canariensis* “alpiste” y *A. sativa* “avena” (Imagen 2). Con el objeto de emplear semillas que compartan algunas de sus propiedades nutricionales y anti-nutricionales (Ríos *et al.* 2012) y su aspecto general pero difieran en tamaño (Tabla 2), solo se ofrecieron semillas de especies de Poaceae.



Imagen 2. Semillas experimentales con y sin envoltura, en orden de masa creciente de izquierda a derecha: *Digitaria californica*, *Dactylis glomerata*, *Pappophorum* spp., *Setaria leucopila*, *Setaria italica*, *Panicum miliaceum*, *Phalaris canariensis* y *Avena sativa*.

Tabla 2. Propiedades de semillas de Poaceae naturales y comerciales que se emplearon en los experimentos. La masa (medida de las semillas sin cáscara), ancho y largo de las semillas según Cueto *et al.* (2006) o medidos en el laboratorio (n=100 para masa, n=20 para ancho y largo). Los contenidos energéticos de *Digitaria californica*, *Pappophorum* spp., *Setaria leucopila* y *Setaria italica* se obtuvieron de Ríos *et al.* (2012), el de *Dactylis glomerata* se obtuvo de Glück (1985), mientras que el de *Panicum miliaceum* y *Phalaris canariensis* de Soobramoney & Perrin (2007) y por último, el de *Avena sativa* del National Nutrient Database for Standard Reference (2018). En varios casos se pudo consultar más de una fuente y las coincidencias en la información se usaron como indicadores de la confiabilidad del dato.

	Origen	Masa (mg)	Largo (mm)	Ancho (mm)	Energía (kJ/g)
<i>Digitaria californica</i>	Natural	0.40	2.39	0.88	18.28
<i>Dactylis glomerata</i>	Commercial	0.65	3.98	0.58	12.14
<i>Pappophorum</i> spp. ^a	Natural	0.70	1.32	0.47	24.07
<i>Setaria leucopila</i>	Natural	0.75	1.56	1.07	7.41
<i>Setaria italica</i>	Commercial	2.28	2.04	1.18	14.02
<i>Panicum miliaceum</i>	Commercial	4.46	2.31	1.57	16.45
<i>Phalaris canariensis</i>	Commercial	5.63	3.77	1.51	17.45
<i>Avena sativa</i>	Commercial	25.5	8.32	2.02	16.27

^a Las semillas de *Pappophorum* spp. son altamente variables en tamaño y masa (i.e. rango de masa desde 0.20 a >1 mg). Aquí se muestra la dimensión promedio de dos cariopses.

2.1. PREFERENCIAS DE SEMILLAS

Todos los experimentos fueron realizados y filmados en la jaula hogar de cada individuo las que, para mejorar la nitidez de las filmaciones, estaban revestidas interiormente con hojas de cartulina negra. Para poder observar y registrar a las aves, evitando perturbarlas mientras se alimentan, el observador se colocó atrás de una cortina y a una distancia de 50 cm aproximadamente (Imagen 3). Previo a cada prueba, todas las aves

fueron sometidas a un período de ayuno correspondiente al período de oscuridad del fotoperiodo artificial de 12 horas. Al comenzar cada ensayo, se dejó al sujeto experimental en oscuridad durante 1 min y, transcurrido el mismo, se encendió la luz y se dejó al individuo alimentarse según el tipo de experimento.

Para evaluar la preferencia de semillas se implementó un diseño que incluye ensayos de elección y no elección, siguiendo a Cueto *et al.* (2001, 2006). Este tipo de diseño posee la ventaja de combinar dos enfoques que se complementan para discriminar ítems preferidos, sub-preferidos y evitados, y de identificar -cuando se articula con datos de dieta y disponibilidad de recursos- si los niveles de consumo están condicionados por la disponibilidad, típico de los consumidores oportunistas (Camín *et al.* 2015).

En los ensayos de no elección se ofrecieron en una caja de Petri (100 mm diámetro x 15mm alto), 50 semillas de una única especie a un ave durante 10 min, probando las semillas de las ocho especies de plantas por separado, en diferentes días con un orden aleatorio para que éste no afecte las preferencias. Al final de cada ensayo, se removieron todas las semillas remanentes y se registró el número de semillas consumida. En los ensayos de elección, a cada ave se le ofreció simultáneamente una combinación de 20 semillas de cada una de las ocho especies de planta (un total de 160 semillas) en una caja Petri (100 mm diámetro x 15 mm alto), durante 5 min y se calculó el porcentaje de semillas que consumen de cada especie restando las semillas sobrantes al número de semillas ofrecidas. En los ensayos de elección, se presentaron más semillas por unidad de tiempo que en los ensayos de no elección (32 y 5 semillas por minuto respectivamente), para evitar una disminución significativa de las especies preferidas, lo que podría obligar a las aves a consumir otras especies a tasas superiores a las esperadas.

El resultado del experimento de elección y de no elección se consideró negativo cuando el ave fue probada como mínimo tres veces en días distintos sin haberse alimentado.

En los ensayos de elección y siguiendo las recomendaciones de Roa (1992) y Lockwood (1998), se analizaron los datos con una prueba de Friedman para medidas repetidas (Zar 1996), la cual permite realizar un análisis de la varianza no paramétrica dado que los tratamientos, i.e. las diferentes opciones de alimentos, no son independientes (Roa 1992), lo cual incumple uno de los supuestos de la estadística paramétrica. Se usó la misma prueba estadística para el análisis de datos de no elección, ya que se probó cada alimento con la misma ave, constituyendo medidas repetidas (Zar 1996).

Este análisis se realizó para cada especie de ave por separado, donde las variables que definen los tratamientos

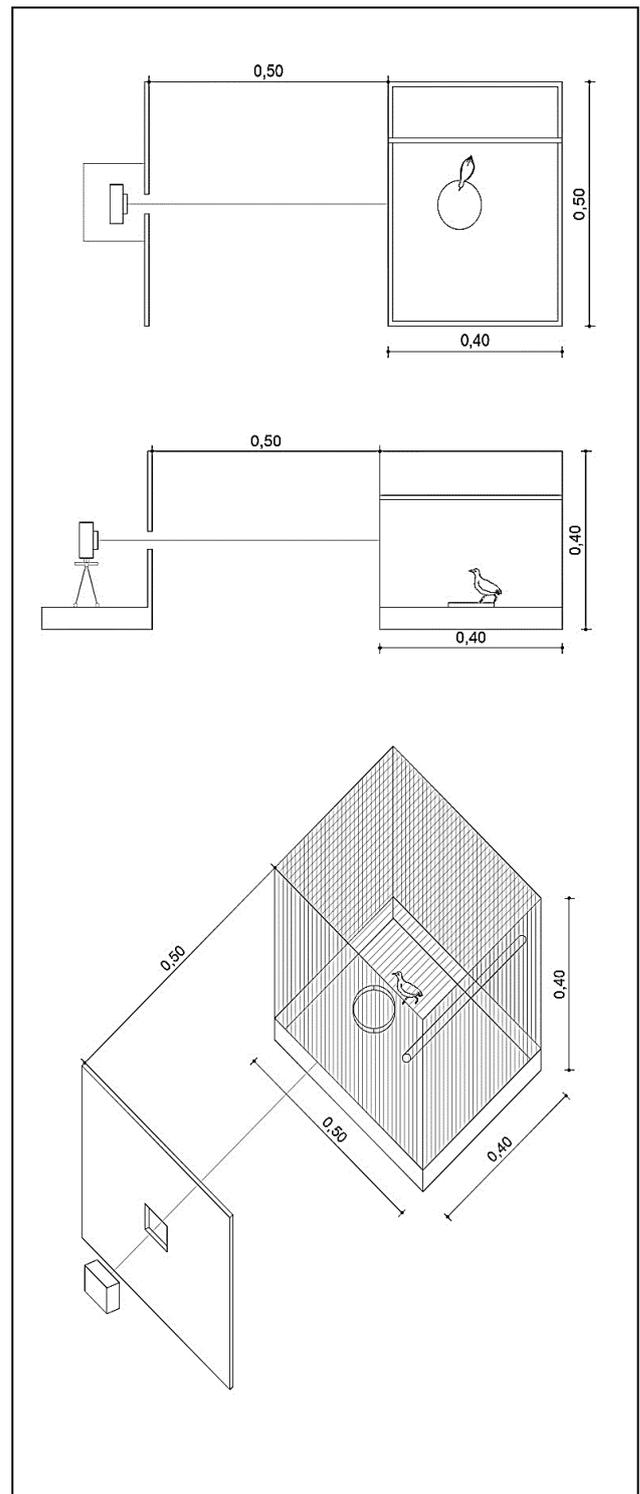


Imagen 3. Experimento de preferencia de semillas por aves. Vista superior, vista lateral y perspectiva. Esquemas: Juan I. Justo Domínguez.

fueron las diferentes especies de semillas ofrecidas y la variable dependiente el porcentaje de consumo de semillas por los diferentes individuos de una misma especie. Dado que los resultados de las pruebas de comparación múltiple *a posteriori* son difíciles de resumir e interpretar cuando se comparan varias (8) opciones, también se aplicó un enfoque gráfico que combinó ambos tipos de ensayos para distinguir entre especies de semillas preferidas, sub-preferidas y evitadas (Cueto *et al.* 2001).

Las semillas preferidas se consideraron como las que fueron consumidas más del 50% en ambos tipos de experimentos, las semillas sub-preferidas, las que fueron consumidas menos del 50% en los ensayos de elección y más del 50% en los experimentos de no elección y las evitadas fueron las consumidas menos del 50% en ambos tipos de ensayo.

2.2. TIEMPOS DE MANIPULACIÓN

El tiempo de manipulación es el intervalo que transcurre entre que la semilla es recogida desde el piso con el pico, y el pericarpio o envoltura cercana al cariopse (semilla desnuda) es expulsado en forma completa (Benkman & Pulliam 1988, Shuman *et al.* 1990). Para estimarlo, se utilizaron las filmaciones de los experimentos de no elección de las pruebas de preferencia. Se registró cada ensayo con una cámara filmadora de video JVC Everio HD con una velocidad de 29 fotogramas/segundo. Las filmaciones fueron analizadas con el programa VLC Media Player, reduciendo la velocidad (x 0.12), y midiendo manualmente el tiempo de manipulación con un cronómetro. Las secuencias de manipulación de semillas obtenidas para cada individuo fueron promediadas y esa media constituyó un dato correspondiente a la especie evaluada (en la mayoría de los casos se contó con $n = 8$ individuos de cada especie de ave).

Las diferencias en el tiempo de manipulación entre semillas se evaluaron con ANOVAs de un factor para cada especie de ave por separado. En este caso, las variables de clasificación fueron las distintas especies de semillas ofrecidas y la variable dependiente el tiempo en que fueron manipuladas por lo distintos individuos de una misma especie de ave. Además se analizaron los resultados con la prueba a posteriori de Tukey-Kramer para muestras desbalanceadas.

2.3. CORRELACIÓN ENTRE TIEMPO DE MANIPULACIÓN Y PREFERENCIAS

Se emplearon correlaciones para establecer si las preferencias (porcentaje de consumo en los experimentos de elección) por las ocho semillas evaluadas reflejan una optimización del tiempo de manipulación (s). Para ello se utilizaron correlaciones simples de Pearson, que comprende una medida lineal entre las dos variables aleatorias cuantitativas y es independiente de la escala de las mismas.

2.4. CORRELACIÓN ENTRE EFICIENCIA DE MANIPULACIÓN Y PREFERENCIAS

La eficiencia de manipulación de las semillas se considera como la masa consumida (g) por tiempo de manipulación (s), y se calcula como la fracción entre la masa de cada especie de semilla (Tabla 2) y el tiempo en el que fueron manipuladas, evaluando a cada especie de ave por separado. Esta medida se correlacionó, a partir de una correlación simple de Pearson, con el porcentaje de consumo en los experimentos de elección, para evaluar si las preferencias por las semillas empleadas reflejan alguna relación con la eficiencia de manipulación.

2.5. CORRELACIÓN ENTRE RENTABILIDAD Y

PREFERENCIAS

La rentabilidad de las semillas se define como la cantidad de energía que aportan por unidad de tiempo y, por lo tanto, es específica para cada especie de ave y semilla involucrada. La cantidad de energía aportada por cada semilla por unidad de masa se obtuvo a partir de la bibliografía. Los valores incluidos en la Tabla 2 fueron tomados de diversas fuentes bibliográficas, cruzando la información de manera de corroborar su confiabilidad. El aporte energético de cada semilla por unidad de tiempo (kJ/s) para cada especie de ave se calculó como el cociente entre el contenido de energía (Tabla 2) y el tiempo de manipulación (s). Finalmente, se emplearon correlaciones simples de Pearson para establecer si las preferencias de semillas reflejan alguna forma de optimización de la rentabilidad.

3. RESULTADOS

Los resultados obtenidos en los diferentes experimentos y análisis se resumen en las siguientes secciones.

3.1. PREFERENCIAS DE SEMILLAS

Las tres especies consumieron la mayoría de las variedades de semillas ofrecidas, con excepción de *A. sativa*, que nunca fue consumida en los experimentos de elección, mientras que en los de no elección fue consumida anecdóticamente por *S. multicolor* y *D. diuca*. De acuerdo con el enfoque gráfico (Fig. 1), la semilla preferida por *P. ornata* fue *S. italica*, las sub-preferidas: *D. californica*, *S. leucopila*, *P. miliaceum* y *Pappophorum* spp., y las semillas evitadas: *P. canariensis*, *D. glomerata* y *A. sativa*. Los ítems preferidos por *S. multicolor* fueron: *P. canariensis* y *P. miliaceum*, los sub-preferidos: *S. italica*, *Pappophorum* spp., *D. californica* y *S. leucopila* y los evitados: *D. glomerata* y *A. sativa*. Por último, *D. diuca* prefirió: *P. canariensis*, *P. miliaceum* y *S. italica*, sub-prefirió a *S. leucopila*, *Pappophorum* spp., *D. californica* y *D. glomerata*, y evitó a *A. sativa*. Como las especies de ave no manipularon sistemáticamente a *A. sativa*, fue excluida de los análisis estadísticos.

Los resultados gráficos fueron mayormente consistentes con la evaluación estadística obtenida a partir de la prueba de Friedman, donde se comparó para cada especie de ave las diferencias en el consumo en los dos tipos de ensayos (i.e. experimentos de elección y no elección). Estos resultados permiten afirmar que dos especies (*P. ornata*: no elección $T^2=2.63$, $P=0.0296$, $n=8$, elección $T^2=2.43$, $P=0.0417$, $n=8$; y *D. diuca*: no elección $T^2=6.85$, $P<0.0001$, $n=8$, elección $T^2=11.86$, $P<0.0001$, $n=8$) consumieron diferentes cantidades de las ocho semillas en experimentos de elección y no elección. *S. multicolor*

mostró también preferencias en el experimento de no elección ($T^2=3.04$, $P=0.0145$, $n=8$), pero no distinguió entre semillas en el experimento de elección ($T^2=1.07$, $P=0.3965$, $n=8$).

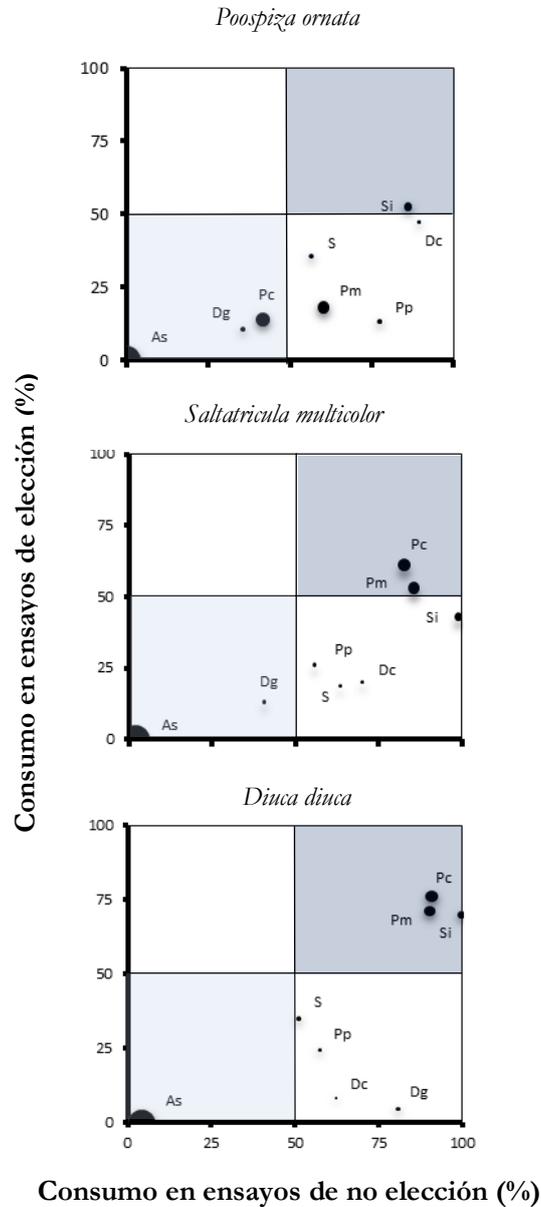


Figura 1. Diagramas de dispersión que muestran el porcentaje de semillas consumidas en los ensayos de elección y no elección por tres especies de aves granívoras. Las especies de semillas son: *Digitaria californica* (Dc), *Dactylis glomerata* (Dg), *Pappophorum* spp. (Pp), *Setaria leucopila* (S), *Setaria italica* (Si), *Panicum miliaceum* (Pm), *Phalaris canariensis* (Pc) y *Avena sativa* (As). Los tamaños de los puntos son directamente proporcionales a las masas de las semillas (consulte el texto para ver esas masas). Se considera como semillas preferidas a las que fueron consumidas >50% en ambos tipos de ensayos; sub-preferidas a las que se consumieron >50% en ensayos de no elección y <50% en ensayos de elección; y evitadas las consumidas <50% en ambos ensayos.

La especie de ave más pequeña, *P. ornata*, consumió semillas de diversos tamaños pero *S. multicolor* y *D. diuca* prefirieron las semillas de mayor tamaño: *S. italica*, *P. miliaceum* y *P. canariensis*, y sub-prefirieron o evitaron las semillas más pequeñas (Figs. 1, 2). El resultado aludido se debe buscar sobre el eje y de la figura (experimentos de elección) que expresa de manera más clara las preferencias.

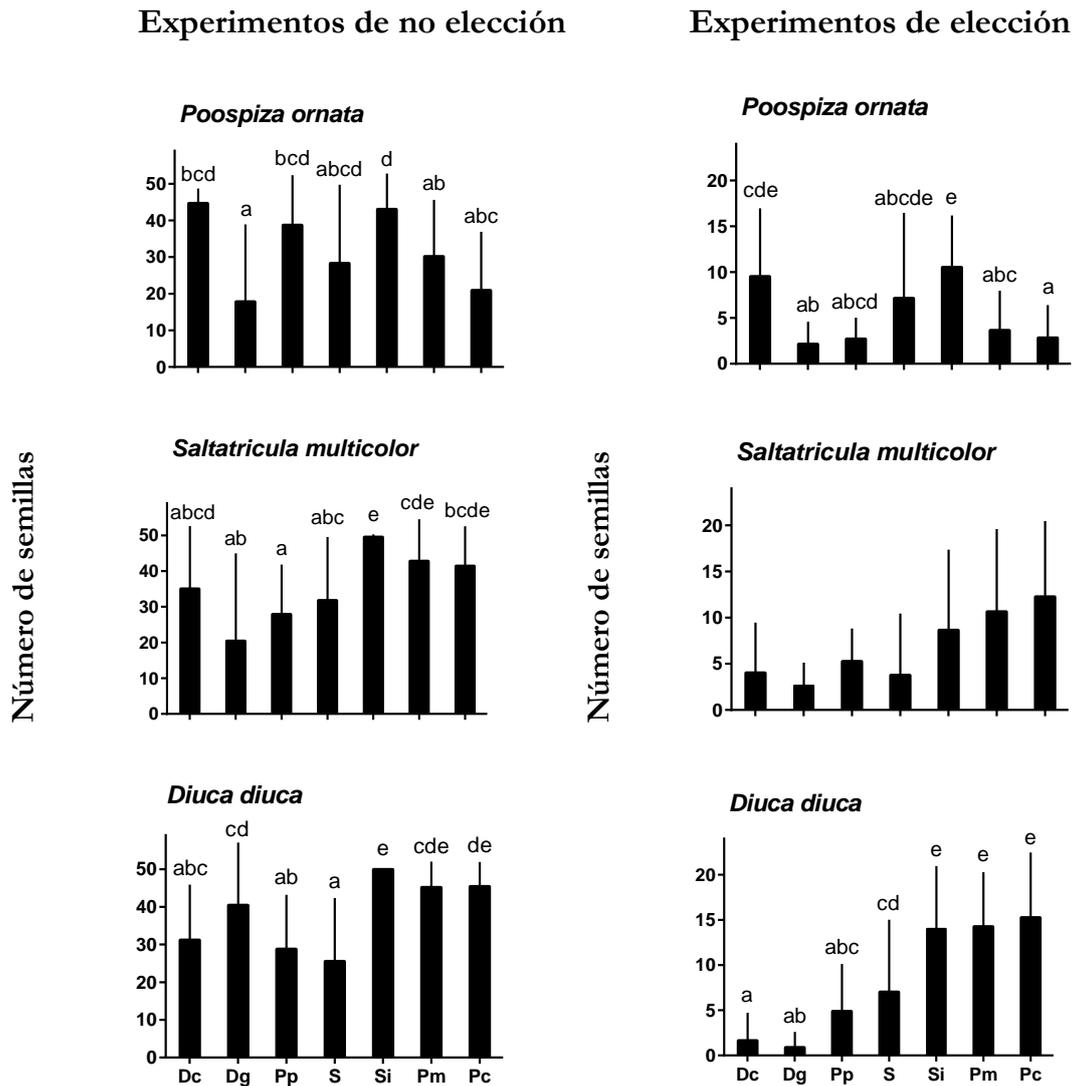


Figura 2. Número promedio de semillas consumidas en los experimentos de elección y no elección por las tres especies de ave. Las líneas verticales indican el error estándar. Las especies de semilla son *Digitaria californica* (Dc), *Dactylis glomerata* (Dg), *Pappophorum* spp. (Pp), *Setaria leucopila* (S), *Setaria italica* (Si), *Panicum miliaceum* (Pm) y *Phalaris canariensis* (Pc).

3.2. TIEMPOS DE MANIPULACIÓN

Las tres especies de aves granívoras siguieron el mismo patrón de comportamiento alimentario: tomaron las semillas de a una y todas fueron descascaradas individualmente antes de ser ingeridas. Los tiempos de manipulación de las especies de semillas fueron diferentes para las tres especies de ave: *P. ornata*: $F_{6, 56}=11.75$, $P<0.0001$, $n=8$, *D. diuca*: $F_{6, 57}=20.75$, $P<0.0001$, $n=8$ y *S. multicolor*: $F_{6, 53}=2.28$, $P=0.0518$, $n=8$.

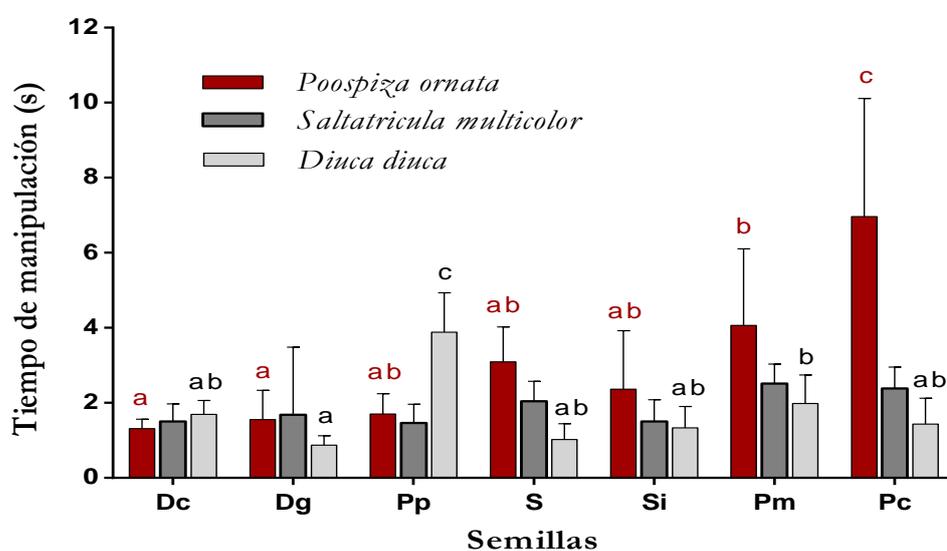


Figura 3. Tiempo de manipulación promedio en segundos (s) de semillas por tres especies de aves granívoras. Letras diferentes para una misma especie de ave indican diferencias en los tiempos de manipulación. Líneas verticales indican el error estándar. Las semillas están ordenadas en orden de masa creciente (menor a mayor de izquierda a derecha): *Digitaria californica* (Dc), *Dactylis glomerata* (Dg), *Pappophorum* spp. (Pp), *Setaria leucopila* (S), *Setaria italica* (Si), *Panicum miliaceum* (Pm) y *Phalaris canariensis* (Pc).

P. ornata mostró un aumento en el tiempo de manipulación a medida que se incrementaba el tamaño de la semilla, siendo *P. canariensis* la semilla que manipula con mayor dificultad. *D. diuca*, en cambio, empleó más tiempo en manipular *Pappophorum* spp., pero lo hizo usando tiempos similares en el resto de las semillas, tanto grandes como pequeñas (Fig. 3). *S. multicolor*, manipuló las semillas empleando tiempos de manipulación próximos a los de *D. diuca*.

3.3. CORRELACIÓN ENTRE TIEMPO DE MANIPULACIÓN Y PREFERENCIAS

Las aves no prefirieron las semillas de acuerdo al menor tiempo para manipularlas (Fig. 4). Solo en *P. ornata* las variables se asociaron negativamente, pero la correlación no fue significativa, al igual que para las especies restantes. El resultado sugiere que las aves no vinculan sus mayores preferencias a un menor tiempo de manipulación.

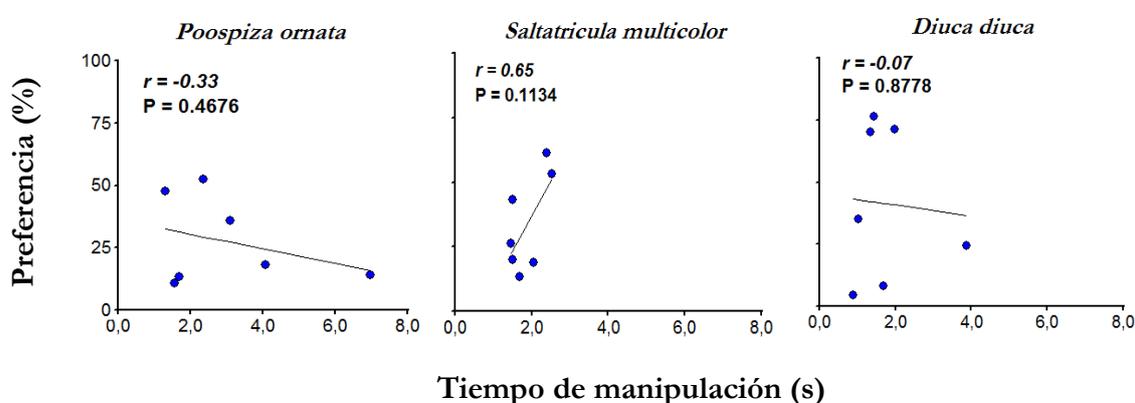


Figura 4. Correlación entre el tiempo de manipulación en segundos (s) y la preferencia (porcentaje de consumo obtenido de los ensayos de elección) para cada una de las especies de aves granívoras.

3.4. CORRELACIÓN ENTRE EFICIENCIA DE MANIPULACIÓN Y PREFERENCIAS

La correlación entre la preferencia y la eficiencia no fue significativa para la especie de ave más pequeña (Fig. 5), pero fue positiva y significativa para las especies de mayor tamaño. Las aves más grandes prefieren consumir semillas que entregan mayor masa por tiempo de manipulación.

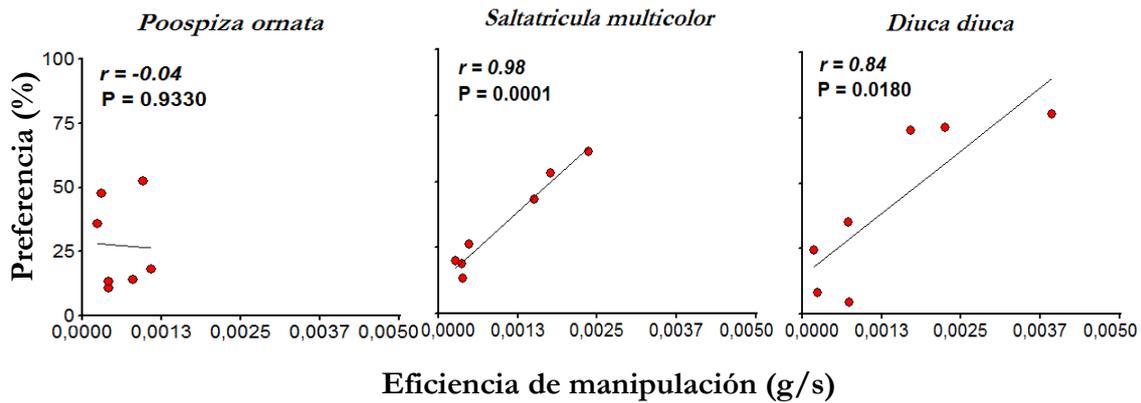


Figura 5. Correlación entre la eficiencia en gramos por segundo (g/s) y la preferencia (porcentaje de consumo obtenido de los ensayos de elección) para cada una de las especies de aves granívoras.

3.5. CORRELACIÓN ENTRE RENTABILIDAD Y PREFERENCIAS

Las dos especies de mayor tamaño muestran una relación positiva y significativa entre la preferencia y la rentabilidad de las semillas (Fig. 6). Consumen en mayor medida las que le entregan mayor energía por unidad de tiempo de manipulación.

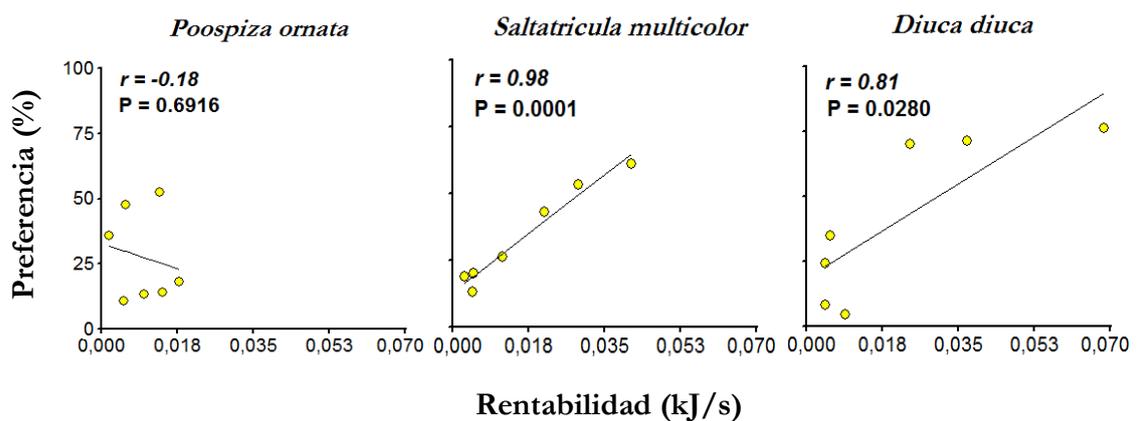


Figura 6. Correlación entre la rentabilidad en kilo Joule por segundo (kJ/s) y la preferencia (porcentaje de consumo obtenido de los ensayos de elección) para cada una de las especies de aves granívoras.

4. DISCUSIÓN

Las tres aves granívoras emplearon tiempos distintos para manipular las semillas de diferentes tamaños (Fig. 3). *P. ornata*, el ave de menor tamaño de pico, incrementó el tiempo de manipulación para las semillas mayores. Un ave norteamericana con volumen de pico similar al de *P. ornata* (*Passerculus sandwichensis*, 252.2 mm³) también mostró tiempos de manipulación que se asociaron positivamente con el tamaño de la semilla (Titulaer *et al.* 2018), lo que pone de manifiesto posibles dificultades de las aves granívoras pequeñas para manipular semillas grandes. El tamaño del pico podría estar actuando como una limitante para ingerir rápidamente las semillas de mayor tamaño, algo que ya se ha reportado en otras aves pequeñas de desiertos (Soobramoney & Perrin 2007, Titulaer *et al.* 2018).

Las dos especies de ave más grandes, *S. multicolor* y *D. diuca*, no tuvieron mayores diferencias en el tiempo empleado para manipular las distintas semillas. Ellos fueron en general menores que los usados por *P. ornata*, el ave de menor tamaño, para semillas grandes y similares para semillas pequeñas. La excepción en *D. diuca* fue el tiempo de manipulación de *Pappophorum* spp., el cual fue mayor que para el resto de las semillas independientemente de su peso. Las tres aves manipularon de manera similar a esta especie, pero *D. diuca* ejerció un mayor número de movimientos del pico hacia arriba y hacia abajo al comprimir el propágulo para descascarar la semilla antes de consumirla. Aparentemente, la morfología del pico de *D. diuca* limita su capacidad de descascarar el propágulo con numerosas glumas de *Pappophorum* spp.

A. sativa presentó claras dificultades para todas las especies de aves estudiadas, aunque unos pocos individuos de *S. multicolor* y *D. diuca* lograron descascararlas y consumirlas siguiendo la misma táctica de manipulación: tomaban la semilla y, mediante movimientos de la lengua y el pico, la ubicaban transversal al pico y presionaban sobre uno de los lados de la semilla para separar las glumas del cariopse. Algunas veces, éste salía

despedido hacia afuera de la boca y el ave lo recogía desde el suelo, consumiéndolo en dos o tres partes. En otras oportunidades, los individuos de *S. multicolor* y *D. diuca* que lograban pelar las semillas no las consumieron al quedar depositadas en el suelo. En general, *A. sativa* estaría por encima del límite superior de tamaño que pueden manipular estas aves, mientras que todas ellas fueron capaces de manipular a *P. canariensis*. Debido a ello se puede inferir que ese límite se ubicaría entre los 5.63 mg de *P. canariensis* y los 25.5 mg de *A. sativa*. Otros trabajos, donde ofrecieron semillas intermedias a este rango, encontraron que cinco especies de passeriformes granívoros con diferente masa corporal eran capaces de manipular y consumir semillas de *Sorghum bicolor* (masa: 20.83 g) aunque en muy bajas cantidades en comparación con el resto de semillas de monocotiledóneas ofrecidas (Soobramoney & Perrin 2007). Díaz (1990) también ofreció semillas de masas intermedias a las de *P. canariensis* y *A. sativa*, y registró que las aves analizadas podían consumir estas semillas, sin embargo, prefirieron las semillas más pequeñas y más fáciles de manipular. Asimismo, Titulaer (2015) evaluó la preferencia de semillas por el gorrión (*Passer domesticus*) y sus resultados muestran que esta especie puede manipular gramíneas inclusive de mayor tamaño que *A. sativa*, (e.g. *Triticum sativum*; peso: 33.44 mg) pero prefiere las de tamaño intermedio (*P. miliaceum* y *P. canariensis*). Estos resultados sugieren que las aves passeriformes presentan la capacidad de manipular semillas de gran tamaño, sin embargo prefieren las semillas de tamaños cercanos a los de *P. canariensis*.

El tiempo de manipulación podría determinar las preferencias de semillas si tiempos menores implicaran ventajas para enfrentar potenciales depredadores (Willson & Harmeson 1973). Las aves analizadas se alimentan desde el suelo (Marone *et al.* 2008), por lo que una mayor velocidad de manipulación les permitiría estar menos expuestas y pasar más tiempo vigilando. En ese contexto, las aves pueden preferir las semillas que impliquen menor esfuerzo y riesgo. Además, un animal que manipula más rápido las semillas puede enfrentar mejor a la competencia inter e intraespecífica y los riesgos de robo del alimento

(cleptoparasitismo, frecuente entre algunas especies animales; Gutiérrez 1998). A pesar de esas expectativas teóricas, la evidencia que surge de nuestra investigación sugiere que las aves no necesariamente prefieren las semillas que manipulan más rápido, ya que ambas variables no se correlacionaron en ningún caso (Fig. 4). Por el contrario, algunos trabajos (e. g. Keating *et al.* 1992, Soobramoney & Perrin 2007, Titulaer *et al.* 2018) sí reportaron una correlación negativa entre preferencias y tiempos de manipulación. La discordancia entre resultados podría deberse a las diferentes adaptaciones comportamentales dadas por los muy diversos orígenes filogenéticos y distribuciones geográficas de las aves analizadas (e.g. Benkman & Pulliam 1988 y Díaz 1990), o a diferencias en el protocolo experimental utilizado (e.g. Radtke 2011).

Un forrajeador óptimo minimiza el tiempo empleado en la manipulación del alimento y maximiza la tasa de consumo energético (MacArthur & Pianka 1966). En términos generales, se espera que la ganancia sea mayor que el gasto de energía durante un periodo de tiempo dado (Gutiérrez 1998). Los animales preferirían los ítems más rentables, que les otorgan mayor masa (estimador indirecto) o mayor energía (estimador directo) por unidad de tiempo. El análisis de la segunda predicción sugiere que *S. multicolor* y *D. diuca*, las especies con mayor tamaño de pico, se comportaron como forrajeadores óptimos en el laboratorio al preferir las semillas que les aportaban más masa (g) o energía (kJ) por segundo (Figs. 5, 6). No ocurrió lo mismo en el ave de menor tamaño, *P. ornata*, en la que los mecanismos que explican las preferencias de semilla parecen menos evidentes.

A pesar de que la tasa metabólica de *P. ornata* es más alta que la de *S. multicolor* y *D. diuca* (índice de necesidades metabólicas relativas de Kendeigh *et al.* 1977, corregida para una temperatura de 15°C por Díaz 1990) y que por lo tanto requiere mayor cantidad de energía por gramo de masa corporal que el resto de las especies, *P. ornata* prefirió las semillas menos eficientes de manipular y menos rentables. Una explicación plausible es que si el ave más pequeña prefiriese las semillas por su eficiencia de manipulación, éstas podrían

ser demasiado pequeñas para satisfacer sus requerimientos energéticos. A su vez, si prefiriese las semillas más rentables, serían demasiado grandes para manipularlas debido a las limitaciones impuestas por la morfología de su pico. Debido a ello, estas aves podrían verse obligadas a un cierto compromiso (*trade off*) que las lleva a preferir semillas que le otorgan mayor rédito energético dentro de aquellas cuyos tamaños las hacen fácilmente manipulables.

Peter R. Grant *et al.* (1976) proponen dos posibles relaciones entre el tamaño del pico —a menudo proporcional a la masa corporal— y la eficiencia de forrajeo de las aves que consumen semillas de diversos tamaños. El primer modelo plantea que las aves con pico pequeño son más eficientes con semillas pequeñas que las de pico grande, y que éstas son más eficientes con semillas grandes que las de pico pequeño. Willson *et al.* 1973, por ejemplo, comparando dos aves, una con masa corporal de aproximadamente el doble de la otra (*Richmondia cardinalis* y *Melospiza melodia*) —y tamaño de pico evidentemente mayor— encontraron que el ave de mayor tamaño era más eficiente con semillas grandes, y el ave de menor tamaño era más eficiente con semillas pequeñas. Esta es, en general, la visión tradicional sobre la relación entre las dos variables (Pulliam 1985).

En el segundo modelo de Grant *et al.* (1976), las aves grandes con mayor tamaño de pico son más eficientes con semillas grandes que las aves de pico pequeño, pero ambas son igualmente eficientes para manipular semillas pequeñas. Pulliam (1985) aporta evidencia a favor de esta idea al reportar que las aves de mayor masa corporal (que en este caso corresponde a un mayor tamaño de pico: *Spiizella passerina*, *Junco hyemalis*, *Zonotrichia leucophrys*); son más eficientes en el manejo de semillas grandes, mientras que tanto aves grandes como chicas son igualmente eficientes con semillas chicas. En nuestro estudio se realizó una comparación cualitativa entre los promedios de eficiencias de manipulación para semillas grandes y pequeñas por separado, para las tres aves de diferentes tamaños corporales. Se puede notar que no hubo una diferencia al comparar la eficiencia de las tres

especies de ave con respecto a las semillas de menor tamaño. Por el contrario, cuando se cuantifica la eficiencia de semillas más grandes, se observa que las dos aves de mayor tamaño de pico son más eficientes con las semillas grandes (Tabla 3). En resumen, las aves granívoras del Monte evaluadas estarían mejor descritas por el segundo modelo propuesto por Grant *et al.* (1976).

Tabla 3. Promedio de eficiencia de manipulación (mg/s) para semillas pequeñas (*Digitaria californica*, *Dactylis glomerata*, *Pappophorum* spp. y *Setaria leucopila*) y para semillas grandes (*Setaria italica*, *Panicum miliaceum* y *Phalaris canariensis*), por las tres especies de ave bajo estudio.

Aves	Eficiencia de manipulación (mg/s)	
	Semillas pequeñas	Semillas grandes
<i>Poospiza ornata</i>	0.344	0.956
<i>Saltatricula multicolor</i>	0.374	1.881
<i>Diuca diuca</i>	0.472	2.629

Nuestros resultados sobre preferencias y tamaños coinciden con los reportados por Camín *et al.* (2015). Las especies de aves de mayor tamaño evaluadas por Camín *et al.* (2015) fueron también *S. multicolor* y *D. diuca*, las cuales prefirieron las semillas de gramíneas grandes y sub-prefirieron o evitaron las semillas pequeñas. La especie de menor tamaño en Camín *et al.* (2015) fue *Zonotrichia capensis*, cuyo volumen de pico es 306.44 mm³ similar al de *P. ornata*, que prefirió semillas de variadas dimensiones y pesos. La coincidencia se da a pesar de que el rango de tamaños de las semillas de gramíneas ofrecidas en ambos experimentos fue muy distinto: en Camín *et al.* (2015) 0.07 – 0.75 mg, y aquí 0.40– 25.5 mg.

La consistencia de resultados de experimentos con semillas de tamaño tan diferente sugiere que las preferencias de tamaño no dependen del rango de tamaño de las semillas ofrecidas, en contraposición a lo propuesto por Radtke (2011). En la naturaleza, la selección también se mantiene: *S. multicolor* y *D. diuca* consumen semillas de tamaños mediano y grande dentro del rango disponible en el ambiente (Marone *et al.* 2017), mientras que *P. ornata* consume semillas de tamaños variados (Marone *et al.* 2008).

En conclusión, en condiciones de laboratorio, *P. ornata* presenta un patrón de alimentación flexible, debido a que prefiere tanto semillas que manipula con mayor velocidad como semillas más rentables, que les requiere más tiempo de manipulación pero les brinda más energía y masa por unidad de tiempo, por lo que su dieta quedaría compensada con ambos tipos de semillas. *Saltatricula multicolor* y *D. diuca* prefieren las semillas más rentables, las que aportan mayor cantidad de energía por unidad de tiempo. De esto se infiere que –si los patrones de laboratorio pudiesen extrapolarse a las condiciones naturales– los requerimientos energéticos de las aves de mayor tamaño estarían limitados por la falta de semillas preferidas, es decir, las más rentables. Tal es el caso del Desierto del Monte de Mendoza, donde se ha reportado recientemente que el pastoreo de animales domésticos provoca una importante reducción de gramíneas que impacta directamente sobre el banco disponible de semillas, en particular, las semillas preferidas y seleccionadas por aves (Pol *et al.* 2014). Dado que el pastoreo reduce la disponibilidad de esas semillas de gramíneas grandes (Pol *et al.* 2014), puede afectar el comportamiento y abundancia de las aves que las prefieren (Marone *et al.* 2017). En el campo, *D. diuca* cambia su dieta en sitios con pastoreo, consumiendo mayor proporción de semillas no preferidas (i.e. pequeñas), las cuales podrían no satisfacer los requerimientos energéticos de esta especie (Marone *et al.* 2017). Por otro lado, *S. multicolor* no cambió su selección de semillas en el sitio perturbado por la ganadería (Marone *et al.* 2017), por lo que sus poblaciones podrían verse afectadas por la falta de disponibilidad de ciertas semillas. Los ensayos de

preferencia en el laboratorio brindan la posibilidad de comprender la dieta “potencial” de los organismos porque la establece de manera independiente a la disponibilidad del alimento, que se controla. De esta manera es posible inferir los efectos que las perturbaciones humanas pueden tener en sus poblaciones.

5. REFERENCIAS

- Azpiroz AB, Isacch JP, Dias RA, Di Giacomo AS, Suertegaray C & C Morales Palarea (2012). Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: a review. *Journal of Field Ornithology* **83**, 217–246.
- Begon M, Townsend RC & JL Harper (2006). Ecology: From individuals to ecosystems. *Blackwell Publishing* **4**, 278-295.
- Benkman CW & RH Pulliam (1988). The comparative feeding rates of North American sparrows and finches. *Ecology* **69**, 1195-1199.
- Burns KJ, Shultz AJ, Title PO, Mason NA, Barker FK, Klicka J *et al.* (2014). Phylogenetics and diversification of tanagers (Passeriformes: Thraupidae), the largest radiation of Neotropical songbirds. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **75**, 41–77.
- Carrillo CM, Moreno E, Valera F & A Barbosa (2007). Seed selection by the trumpeter finch. What currency does this arid-land species value? *Annales Zoologici Fennici* **44**, 377–386.
- Charnov EL (1976). Optimal foraging; the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* **9**, 129-136.
- Camín S, Cueto VR, Lopez de Casenave J & L Marone (2015). Exploring food preferences and the limits of feeding flexibility of seed-eating desert birds. *Emu* **115**, 261–269.
- Cueto VR, Marone L & J Lopez de Casenave (2001). Seed preferences by birds: Effects of the design of feeding-preference experiments. *Journal of Avian Biology* **32**, 275–278.
- Cueto VR, Marone L & J Lopez de Casenave (2006). Seed preferences in sparrow species of the Monte desert: implications for seed–granivore interactions. *The Auk* **123**, 358–367.
- Díaz M (1990). Interspecific patterns of seed selection among granivorous passerines: effects of seed size, seed nutritive value and bird morphology. *Ibis* **132**, 467–476.

- Díaz M (1996). Food choice by seed-eating birds in relation to seed chemistry. *Comparative Biochemistry and Physiology* **113A**, 239-246.
- Glück E (1985). Seed preference and energy intake of Goldfinches. *Carduelis carduelis* in the breeding season. *Ibis* **127**, 421-429.
- Grant PR, Grant BR, Smith JNM, Abbott IJ & LK Abbott (1976). Darwin's finches: population variation and natural selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **73**, 257-261.
- Gutiérrez G, Ardila GR, López W, Pérez AM, Quiñones R & F Reyes (1998). Estrategias de forrajeo. En *Manual de Análisis Experimental del Comportamiento*, Ardila R, López W, Pérez AM, Quiñones R & F Reyes, eds. *Librería Nueva*, Madrid 359-381.
- Hrabar H & M Perrin (2002). The effect of bill structure on seed selection by granivorous birds. *African Zoology* **37**, 67-80.
- Jaksic F & L Marone (2007). Ecología de Comunidades. Segunda edición ampliada. *Universidad Católica de Chile*, Santiago.
- Keating JF, Robel RJ, Adams AW, Behnke KC & KE Kemp (1992). Role of Handling Time in selection of extruded food morsels by two granivorous bird species. *The Auk* **109**, 863-868.
- Kendeigh SC, Dolnik VR & VM Gavrilov (1977). Avian energetic. In Pinowski, J & SC Kendeigh (eds), *Granivorous Birds in Ecosystems*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lockwood JR (1998). On the statistical analysis of multiple-choice feeding preference experiments. *Oecologia* **116**, 475-481.
- 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.
- MacArthur RH & ER Pianka (1966). On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* **100**, 603-609.

- Marone L (1991). Habitat features affecting bird species distribution in the Monte desert, Argentina. *Ecología Austral* **1**, 77–86.
- Marone L, Lopez de Casenave J, Milesi FA & VR Cueto (2008). Can seed-eating birds exert top-down effects on grasses of the Monte desert? *Oikos* **117**, 611–619.
- Marone L, Olmedo M, Valdés DY, Zarco A, Lopez de Casenave J & RG Pol (2017). Diet switching of seed-eating birds wintering in grazed habitats of the central Monte desert, Argentina. *Condor: Ornithological Applications* **119**, 673–682.
- Morton SR & PH Davies (1983). Food of the zebra finch (*Poephila guttata*), and an examination of granivory in birds of the Australian arid zone. *Australian Journal of Ecology* **8**, 235-243.
- Pereira HM, Leadley PW, Proenca V, Alkemade R, Scharlemann JP, Fernandez-Manjarres JF *et al.* (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* **330**, 1496-1501.
- Pol RG, Sagario MC & L Marone (2014). Grazing impact on desert plants and soil seed banks: implications for seed-eating animals. *Acta Oecologica* **55**, 58–65.
- Pol RG, Vargas GA & L Marone (2017). Behavioural flexibility does not prevent numerical declines of harvester ants under intense livestock grazing. *Ecological Entomology* **42**, 283–293.
- Pulliam HR (1974). On the theory of optimal diets. *The American Naturalist* **108**, 59-74.
- Pulliam HR (1985). Foraging efficiency, resource partitioning, and the coexistence of sparrow species. *Ecology* **66**, 1829-1836.
- Pyke GH, Pulliam HR & EL Charnov (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology* **52**, 137-154.
- Radtko TM (2011). Granivore seed-size preferences. *Seed Science Research* **21**, 81–83.

- Ríos JM, Mangione A & L Marone (2012). Effects of nutritional and anti-nutritional properties of seeds on the feeding ecology of seed-eating birds of the Monte Desert, Argentina. *The Condor* **114**, 44-55.
- Roa R (1992). Design and analysis of multiple-choice feeding-preference experiments. *Oecologia* **89**, 509–515.
- Schoener TW (1971). Theory of feeding strategies. *Ecology System* **2**, 369-404.
- Shuman TW, Robel RJ, Zimmerman JL & AD Dayton (1990). Influence of Handling Time and metabolizable energy on seed selection by four emberizids. *The Southwestern Naturalist* **35**, 466-468
- Soobramoney S & M Perrin (2007). The effect of bill structure on seed selection and handling ability of five species of granivorous birds. *Emu* **107**, 169–176.
- Titulaer, M (2015). Selección de semillas y dieta invernal de aves de pastizal en el norte de México (Tesis doctoral). Universidad Autónoma de Chihuahua Facultad de Zootecnia y Ecología. México.
- Titulaer M, Melgoza A, Macías-Duarte A & AO Panjabi (2018). Seed size, bill morphology, and handling time influence preferences for native vs. nonnative grass seeds in three declining sparrows. *The Wilson Journal of Ornithology* **130**, 445–456.
- United States Department of Agriculture. Agricultural Research Service (2018). *Databases National Nutrient Database for Standard Reference*. Disponible en: [<https://ndb.nal.usda.gov/>]. Revisado en abril de 2018. Release Legacy. Basic Report 20038, Oats (Includes foods for USDA's Food Distribution Program).
- Willson MF (1971). Seed selection in some North American finches. *The Condor* **73**, 415–429.
- Willson MF & JC Harneson (1973). Seed Preferences and Digestive Efficiency of Cardinals and Song Sparrows. *The Condor* **75**, 225-234.
- Zar JH (1996). Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ.