

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Evaluación de la dispersión de semillas por aves
de plantas nativas en un paisaje fragmentado del
bosque chaqueño de Córdoba**

por

Biól. M. Celeste Díaz Vélez

Director: Dr. Leonardo Galetto

Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET-UNC)



**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA**

Córdoba, Argentina

2013

COMISIÓN ASESORA

Dr. Pedro G. Blendinger, Instituto de Ecología Regional, Universidad Nacional de Tucumán.

Dra. Margarita Chiaraviglio, Laboratorio de Biología del Comportamiento, Universidad Nacional de Córdoba.

Dr. Leonardo Galetto, Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET-UNC).

DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha:

Calificación:

TRIBUNAL

Firma:

Aclaración:

Firma:

Aclaración:

Firma:

Aclaración:

*A mis padres por creer en mí y darme alas para emprender esta aventura de
trabajar con la vida...*

Agradecimientos

Quiero agradecer a Leo por haber dirigido esta Tesis, por haberme dado la oportunidad de formarme y darme su conocimiento, apoyo y confianza durante todas las etapas de la Tesis.

Quiero agradecer a Wesley Silva por haberme recibido en el 2009 en Brasil con los brazos abiertos y por comprometerse y acompañarme durante toda la Tesis. Por aconsejarme, guiarme, contenerme y cuidarme en todas las situaciones tanto en la parte académica como en la humana. Por despertar en mí nuevamente la curiosidad y la emoción que produce trabajar con las aves y la naturaleza en todas sus formas y por mostrarme que es posible y es un compromiso involucrarse como Biólogo en los problemas de la sociedad. Por confiar en mí y apoyarme en todas las ideas y proyectos siempre con mucho humor y buena predisposición. Por ser una excelente y cálida persona que me cobijó durante todas mis estadías en Brasil. En fin, por ser mi “Orientador”, “Educador” y “Amigo” en todos los sentidos. Muito obrigada!!

A Pedro Blendinger y Marga Chiaraviglio por sus aportes muy enriquecedores, por sus enseñanzas y consejos y por su continuo seguimiento y acompañamiento durante toda la Tesis, siempre con excelente predisposición.

A Daniel Renison por sus aportes y sugerencias enriquecedores en el manuscrito final de la Tesis

A Pit Feinsinger por tantas sabias enseñanzas y reflexiones compartidas, por tantos consejos, por mostrarme esa forma tan vinculada al sentido común de hacernos preguntas para investigar que sirvieron como guía desde los mismos comienzos de la Tesis. Por conectarme con la educación a través de la EEPE y la alegría de seguirnos sorprendiendo con la naturaleza. Por mostrarme que se puede enseñar y aprender jugando y con diversión y por seguir alentándome siempre para continuar en este camino.

A Leo, mejor conocido por “Chofi” y/o “Garoto” por su apoyo incondicional durante todos los muestreos de campo de la Tesis. Sin su ayuda, hubiera sido prácticamente imposible realizar todos los muestreos propuestos. Por afrontar cada situación con mucho humor y buena actitud y levantarme el ánimo cuando las cosas se ponían difíciles. Por ser mi Amigo con todas las letras, por sus sabios consejos y por cuidarme constantemente. Por

su paciencia, su apertura y ganas de aprender sobre las semillas, los árboles y las aves para ayudarme mejor. Por soportar esos días de verano de tanto calor en el medio de los fragmentos Chaqueños más que espinosos y cerrados y tomarlo con mucho humor.

A Lourdes Boero, Martín Lepez y Romi Fenoglio por su ayuda indispensable durante el primer muestreo de campo. Por sus ganas de aprender y por su constante buena predisposición ante todas las situaciones. Por su buen humor para aguantar el calor, las espinas, las bicicleteadas a pleno sol, y levantarse antes de la madrugada para trabajar con las aves. Por su apoyo durante todos los muestreos y aportes al trabajo en equipo.

A Piqui y Jaby por toda su ayuda en el muestreo de los colectores de semillas, por formar parte del “equipo de campo” junto con el Chofí, por su inmensa amistad y por el buen humor y la mejor predisposición más allá del calor y las espinas.

A Cristina por su gran generosidad y hospitalidad, por abrirnos las puertas de su hogar para facilitarnos el muestreo de campo durante el primer año. Sin su ayuda, hubiera sido muy difícil concretar los muestreos de las aves con las redes de niebla. Por tanto cariño y por todo su apoyo y por la linda amistad que se formó entre todos nosotros.

A Raúl, Marcelo y a los propietarios de la Estancia Santo Domingo que hace muchos años nos permiten trabajar en sus tierras y nos dan todo su apoyo para que los muestreos se puedan realizar correctamente.

A Vivi y Quique, dos queridísimos amigos, por su recibirme tan cálidamente en su casa durante mi pre-muestreo en La Rancherita, por tantas charlas nocturnas y enseñanzas y por toda su contención durante mis cuatro meses de estadía.

A Eduardo Martín que me llevó a sus muestreos de campo y me inició en el uso de las redes de niebla y me enseñó cómo trabajar correctamente con las aves capturadas.

A Omar Varela por enseñarme cómo usar las redes de niebla para colectar de defecaciones de las aves y murciélagos. También por sus enseñanzas y consejos sobre la germinación de las semillas dispersadas.

A Guille Sferco por acompañarme en mis primeras experiencias con las aves en los fragmentos. También a Hector Slongo por ayudarme con la identificación de las aves capturadas.

A Lore Ashworth, Marco Pizo, Anita Ferreras y Pau Marcora por su gran ayuda, sus aportes y sugerencias que enriquecieron a los distintos capítulos de la tesis.

A Silvi Fenoglio por su asesoramiento con los análisis estadísticos, por su paciencia para responder todas mis inquietudes y sobre todo por su gran amistad y apoyo.

A Flor Soterias por su amistad y gran ayuda en las distintas etapas de la tesis siempre con su chispa de humor.

A Gabi Cardozo por enseñarme con mucha paciencia el procesamiento de imágenes, y por estar siempre bien dispuesta para responder todas mis dudas.

A Sol Perez por ayudarme con las semillas y el experimento de germinación y por tantas lindas charlas compartidas. También al Negro Bertone por ayudarme con la construcción de los colectores de semillas.

A Guille Funes por sus recomendaciones y aportes para los experimentos de germinación de semillas. También a los profesores Jean Paul Metzger, Gustavo Haro, Erica Hasui y Mariano Ordano por sus aportes enriquecedores en distintas instancias de la Tesis.

Al IMBIV por el espacio, equipamiento y vehículos brindados para que sea posible el desarrollo de esta Tesis. Al FONCyT y al CONICET por las becas otorgadas durante la Tesis. Al programa CAPES que me permitió hacer la pasantía de investigación en Laboratorio de interacciones vertebrados-planta a cargo de Wesley Silva en la Universidad de Campinas en Brasil.

A todos los integrantes del Doctorado en Ciencias Biológicas por su seguimiento y apoyo constante en todas las etapas de la tesis.

A mis amigas y amigos de la vida y del alma que estuvieron siempre más que cerca apoyándome y conteniéndome tanto en los momentos de alegría como en los momentos difíciles: Anita Ferreras, Piqui, Rose, Euge Haro, Juli Alinari, Juli Astegiano, Gabi Ferreiro, Eli Fanjul, Pau Marcora y Juli, Silvi Fenoglio, Jaby Leal, Ire Lett, Euge, Walter Cejas, Moni Nime, Cristian Lagger, Lore Ashworth, Anita Calviño, Mari Jausoro, Julia Tavella, Guille Díaz, Chofi, Vale Paiaro, Mari Musi, Lau Wojnacki y Maria Debanne.

A Anita Ferreras por ser mi guía desde antes de empezar esta tesis, por tanta ayuda, tantos consejos y tanto apoyo en todos los momentos, por ser mi consejera hacia muchas de las cosas buenas que me pasaron, desde la pasantía a Brasil hasta conectarme con Pit y con la magia de la EEPE.

A dos amigas muy especiales para mí: Piqui y Rose que estuvieron a la par compartiendo cada instante desde que comenzamos juntas la tesis hasta el día de hoy y me

contuvieron, ayudaron y alentaron en todos los momentos. Gracias por tanta contención y por todo su cariño y amistad incondicional.

A Euge Haro, por su inmensa amistad, por tantos momentos inolvidables compartidos, por sus enseñanzas sobre las aves y por siempre ponerle un toque de chispa a las distintas situaciones de la vida. También por su apoyo incondicional y su ayuda en esta última etapa desde el Doctorado.

A mis amigas Pau Marcora y Juli por tantos momentos especiales compartidos y por refugiarme cálidamente en su hermoso hogar.

A Lore Ashworth, Anita Calviño, Ramiro Aguilar y Nati Aguirre, Mariana Jausoro, Juli Astegiano y Anita Ferreras, Lucho y Martín Videla por tanto apoyo, aportes y discusiones sobre distintos aspectos de la tesis.

A mis queridas amigas del grupo de Educación de Ecología en el patio de la Escuela (EEPE): Anita F, Gaby, Juli A, Mari J, Piqui, Pau Vernier, Nati Aguirre, Evan y Vale por aventurarnos y animarnos a vivir tantas hermosas experiencias con los maestros en los patios de las escuelas y aprender “haciendo y reflexionando” en cada taller que realizamos. También a todos los maestros que hicieron los talleres que nos enseñaron muchísimas cosas y nos recibieron siempre con muy buena predisposición para aprender y divertirse en los talleres.

A mis amigos Micólogos: Laura Domínguez, Sil Longo, Colo, Flor, Noe C., Nico M., Nico, Mauri R., Edu y Carlitos por su apertura y calidez, por tantos almuerzos divertidos, por tantos consejos y contención en todos los momentos. Por brindarme su confianza y amistad en todo.

A Mari Pereira, Fabiana, Lu Castello, Gabi Grilli, Ernes y Nico Soria por todos los momentos divertidos compartidos en el trabajo y por su ayuda y amistad.

A los Entomólogos: Rose, Piqui, Sil Fenoglio, Marisa, Martín, Lucho, Juli, Marta, Madga, Hernán, Eze, Laurita y Mari Musi Graciela Valladeras, Adri Salvo por los lindos almuerzos y por invitarme a sus seminarios y festejos siempre. En especial a Rose, Piqui, y Eze por tantos días de trabajo en el campo y en el laboratorio compartidos.

A mis queridos amigos de Brasil: Talita, Adri, Mau, Danielle, Iara, Seba, Adilson, Paulinho, Gaby y las meninas del laboratorio de Wesley por su alegre compañía, ayuda y

cariño. Por hacer que me sintiera como “en casa” en cada viaje. Por su confianza y gran amistad más allá de la distancia.

A todos mis amigos del Coro de Agronomía: Sandra Leoni, Guille, Clari, Pau, Javi, Majo, Maxi, Alan, Pablo, Mary H, Mari Lesta, Marta, Olga, Gaby, Augusto, Cori y muchos más... (somos más de 40) por compartir la pasión por la música y la alegría, por todas las vivencias divertidas y especiales que pasamos juntos.

A mis amigas de Afro: Moni Frasson, Carla Rubiolo, Ale, Guada, Pao, Meli, Xime y muchas más por tantos bailes y tambores compartidos.

A Araceli por sus consejos, contención y gran su ayuda durante todos estos años.

A Hayde por sus sabias enseñanzas y por su linda amistad.

Quiero agradecer muy especialmente a mi querida Familia por tanto apoyo incondicional y contención durante toda la Tesis. Por apoyarme en todo sentido en cada aventura o viaje que se me presentaba (que fueron bastantes). Por creer en mí y darme toda su confianza en cada decisión. A mi Papá por alentarme con su “mija no aflojes ni debajo del agua” en cada dificultad. A mi mamá por sus consejos, su cariño y contención. A mi hermana, Ceci, por su inmensa amistad y apoyo, por todos sus sabios consejos y por ayudarme a crecer y a desplegar las alas. A mi hermano Martín, por creer en mí y alentarme. A Totó, mi abuela querida, por sus enseñanzas sobre la vida y por su amor por los animales y por la naturaleza. A mis cuñados Pau y Gustavo, por su gran cariño, ayuda y amistad. A mi Flaqui por tanto cariño y diversión incondicional.

*Mucha gente pequeña, en lugares pequeños,
haciendo cosas pequeñas,
puede cambiar el mundo...
Proverbio africano*

Índice

Fragmentación de hábitat.....	5
Marco teórico de la fragmentación.....	7
Interacciones planta-animal en ambientes fragmentados	9
Dispersión de semillas por aves.....	9
Dispersión de semillas por aves en ambientes fragmentados.....	10
Antecedentes en los fragmentos de bosque chaqueño de Córdoba	11
Métricas de fragmentación	17
Comunidad de plantas ornitócoras	17
Ensamble de aves frugívoras	20
Bibliografía.....	24
Capítulo 1:Ensamble de aves frugívoras y dispersoras de semillas en los fragmentos de bosque Chaqueño.....	34
Introducción	34
Metodología.....	37
Densidad de especies ornitócoras y oferta de frutos maduros.....	37
Ensamble de aves.....	37
Análisis estadísticos.....	39
Resultados	41
Densidad de plantas ornitócoras y oferta de frutos maduros.....	41
Ensamble de aves frugívoras y dispersoras	42
Abundancia relativa.....	42
Riqueza del ensamble de aves frugívoras.....	46
Composición del ensamble de aves frugívoras y dispersoras.....	47
Discusión.....	51
Abundancia relativa de aves frugívoras y dispersoras	51
Riqueza de aves frugívoras y dispersoras.....	53
Composición del ensamble de aves frugívoras y dispersoras.....	53
Consideraciones generales.....	56
Implicancias para la dispersión de semillas.....	57

Bibliografía	58
Capítulo 2: <i>Patrones de desplazamiento de las aves frugívoras y conectividad funcional entre los fragmentos de bosque Chaqueño</i>	65
Introducción	65
Metodología	68
Observaciones de desplazamiento de las aves frugívoras	68
Análisis estadísticos.....	70
Resultados	74
Tasa de desplazamiento de las aves en los fragmentos focales.....	74
Composición del ensamble de aves frugívoras.....	75
Patrones de desplazamiento en seis especies de aves dispersoras.....	78
Discusión	84
Tasa de desplazamiento de las aves en los fragmentos focales.....	84
Composición del ensamble de aves frugívoras.....	86
Patrones de desplazamiento en seis especies de aves dispersoras.....	86
Conectividad funcional.....	89
Consideraciones generales e implicancias para la dispersión de semillas.....	90
Bibliografía	91
Capítulo 3: <i>Lluvia de semillas dispersadas por aves en un paisaje fragmentado de bosque Chaqueño</i>	100
Introducción	100
Metodología	104
Análisis estadísticos.....	108
Resultados	110
Lluvia de semillas en los fragmentos	110
Densidad y composición de semillas en los árboles aislados y árboles dentro de los fragmentos	115
Densidad y composición de semillas debajo de árboles aislados de Tala y Algarrobo	116
Discusión	118
Patrones generales de la lluvia de semillas.....	118

Densidad y composición de semillas en los fragmentos	119
Densidad y composición de semillas entre árboles aislados y árboles dentro de los fragmentos	121
Densidad y composición de semillas entre árboles aislados de Tala y Algarrobo	122
Consideraciones generales.....	125
Bibliografía	126
Capítulo 4: Germinación de semillas dispersadas por aves: un atributo de la Calidad de Dispersión	131
Introducción	131
Metodología	136
Muestras de defecaciones y colecta de frutos.....	136
Experimento de germinación.....	139
Análisis estadísticos.....	143
Resultados	144
Germinabilidad general	144
Velocidades de germinación generales.....	145
Tala (<i>Celtis ehrenbergiana</i>).....	146
Piquillín (<i>Condalia</i> spp.)	149
Molle de beber (<i>Lithraea molleoides</i>)	151
Tumiñico (<i>Lycium cestroides</i>).....	154
Moradillo (<i>Schinus fasciculatus</i>).....	159
Coco (<i>Zanthoxylum coco</i>).....	162
Estudio de caso de una especie exótica: Bandera española (<i>Lantana camara</i>).....	165
Discusión	171
Especies sin cambios en la germinabilidad entre los tres tratamientos	172
Especies con cambios en la germinabilidad entre los tres tratamientos	175
Mecanismo de desinhibición química por liberación de la pulpa	175
Mecanismo de escarificación química y/o mecánica de la cubierta seminal	178
¿Mecanismos no definidos o mecanismos conjuntos?: desinhibición química y/o escarificación de la cubierta seminal	180
Consideraciones generales.....	181

Bibliografía	183
Discusión General	187
Ensamble de aves frugívoras y dispersoras en los fragmentos.....	188
Lluvia de semillas dispersadas por aves.....	192
¿Qué reflexiones surgen a partir de este estudio sobre las métricas de fragmentación y escala espacial seleccionadas para caracterizar el paisaje fragmentado?	194
¿Qué aportes a la ecología reproductiva de las plantas nativas en ambientes fragmentados chaqueños surgen del estudio de las interacciones planta-frugívoro? .	195
¿Cuáles serían las recomendaciones para la conservación y restauración del bosque Chaqueño que surgen a partir de este estudio?.....	196
¿Cuáles son las nuevas preguntas que surgen a partir de este estudio?.....	199
Conclusiones	199
Bibliografía	202
Apéndices	209
Apéndice I.....	210
Apéndice II.....	213
Apéndice III.....	217
Apéndice IV.....	221
Apéndice V.....	224

Resumen

La dispersión de semillas es un proceso ecológico esencial para la dinámica de las comunidades de plantas que puede verse afectado en paisajes antrópicos fragmentados. La destrucción de los bosques nativos en la provincia de Córdoba para incrementar la agricultura y otras actividades humanas han alcanzado tasas realmente elevadas y actualmente es muy frecuente encontrar fragmentos de bosque con diferentes grados de disturbio rodeados de cultivos. En los fragmentos habitan numerosas especies de plantas nativas que poseen frutos consumidos y dispersados por aves. En esta Tesis se evaluó el ensamble de aves frugívoras y dispersoras en siete fragmentos de diferente área y conectividad estructural. Además, se analizaron sus patrones de movimiento y las implicancias en la conectividad funcional del paisaje fragmentado. También se evaluó si existen variaciones en la lluvia de semillas dispersadas por aves en diferentes elementos del paisaje (fragmentos y árboles aislados en la matriz de cultivo). Finalmente, se analizó la germinación de las semillas dispersadas de las especies arbóreas y arbustivas más consumidas por las aves (*Celtis ehrenbergiana*, *Condalia* spp., *Lithraea molleoides*, *Lycium cestroides*, *Schinus fasciculatus*, *Zanthoxylum coco* y *Lantana camara*). Los resultados indicaron que la abundancia relativa de aves frugívoras y dispersoras no estuvo relacionada con el área de los siete fragmentos ni con las variables indicadoras de la oferta de frutos en los fragmentos (i.e. densidad de plantas ornitócoras con oferta de frutos e intensidad de fructificación). Sin embargo, la identidad de las especies varió entre fragmentos; en los fragmentos de mayor área se capturaron más especies de aves dispersoras. La tasa de desplazamiento de las aves frugívoras y dispersoras tampoco varió entre los siete fragmentos. Las seis especies de aves dispersoras más frecuentes (*Elaenia* spp., *Turdus amaurochalinus*, *Saltator aurantiirostris*, *Colaptes melanochloros*, *Pitangus sulphuratus*, *Thraupis bonariensis*) conectaron funcionalmente el fragmento focal con los fragmentos vecinos mediante sus desplazamientos, pero *P. sulphuratus* y *T. bonariensis* promovieron una mayor conectividad funcional mediada por sus mayores tasas de desplazamiento y sus orientaciones de vuelo hacia diversos fragmentos vecinos. La densidad de semillas total y heteroespecífica y la composición de la lluvia de semillas dispersadas no varió entre los ocho fragmentos de diferente área y conectividad estructural. La mayor densidad de las semillas dispersadas perteneció a especies nativas como *C.*

ehrenbergiana, *L. cestroides*, *Z. coco* y *S. fasciculatus*. Por otro lado, la densidad de semillas heteroespecíficas dispersadas debajo de árboles aislados de *C. ehrenbergiana* y *Prosopis* spp. fue mayor en comparación con la encontrada debajo de las mismas especies en cuatro fragmentos de diferente área. Finalmente, la densidad de semillas heteroespecíficas fue mayor y más variable en árboles aislados de *C. ehrenbergiana* en comparación con los *Prosopis* spp. En los experimentos de germinación se encontraron aumentos en la germinabilidad y mayores velocidades de germinación de las semillas ingeridas en comparación con los frutos intactos para la mayoría de las especies (salvo para *C. ehrenbergiana* y *Condalia* spp.) y se detectaron diferentes mecanismos que actuarían sobre las semillas durante su paso por el tracto digestivo de las aves (mecanismo de desinhibición química o escarificación mecánica y/o química de la semilla). Finalmente, la lluvia de semillas dispersadas encontrada en los distintos elementos (fragmentos y árboles aislados) estaría indicando que el proceso de dispersión de semillas por aves se mantiene en el paisaje fragmentado estudiado. Principalmente, la lluvia de semillas dispersadas encontrada debajo de los árboles aislados es una evidencia clave de la existencia de movimiento de semillas entre los fragmentos y, junto con la conectividad funcional mediada por el movimiento de las aves dispersoras, estarían sugiriendo la existencia de una conectividad ecológica del proceso de dispersión de semillas por aves en el paisaje fragmentado.

Summary

Seed dispersal is an essential ecological process for the dynamics of plant community that can be altered or disrupted in anthropogenic-fragmented landscapes. High deforestation rates have been reported for the province of Córdoba reached due to the destruction of native forests for agriculture and other human activities. Thus, it is very common to find forest fragments with different degrees of disturbance surrounded by crops. The fragments are inhabited by numerous native plants species with fruits eaten and dispersed by birds. In this thesis, frugivore and disperser bird-assemblages were evaluated in seven forest fragments with different area and structural connectivity. In addition, bird movement patterns and the implications for functional connectivity of the fragmented landscape were analyzed. Also, variations in bird-dispersed seed rain were evaluated in different landscape elements (fragments and isolated trees). Finally, seed germination of shrubs and trees species more frequently dispersed by birds was analyzed (*Celtis ehrenbergiana*, *Condalia* spp., *Lithraea molleoides*, *Lycium cestroides*, *Schinus fasciculatus*, *Zanthoxylum coco* y *Lantana camara*). Results indicated that relative abundance of frugivores and dispersers did not vary among the seven fragments of different sizes, structural connectivity or fruit availability (measured as density of bird-dispersed plant species or intensity of fructification). However, the identity of the bird species varied among fragments; for example, in larger fragments more bird dispersers species were captured. Movement rates of frugivores and dispersers did not vary among the seven fragments. The most frequent bird species of dispersers (*Elaenia* spp., *Turdus amaurochalinus*, *Saltator aurantiirostris*, *Colaptes melanochloros*, *Pitangus sulphuratus*, *Thraupis bonariensis*) functionally connected focal fragments with neighboring fragments by their movements. Two species (*P. sulphuratus* and *T. bonariensis*) have promoted a comparatively higher functional connectivity mediated by their larger movement rates and flight orientations to neighboring fragments. Total and heterospecific seed density and dispersed seed rain composition did not vary among the eight fragments of different area and structural connectivity. The highest density of dispersed seeds was of native species such as *C. ehrenbergiana*, *L. cestroides*, *Z. coco* and *S. fasciculatus*. Furthermore, heterospecific seed density under isolated trees of *C. ehrenbergiana* and *Prosopis* spp. was higher compared to that found under the same species located within four fragments of different areas. Finally,

heterospecific seed density was higher and more variable in isolated trees of *C. ehrenbergiana* compared with *Prosopis* spp. ones. Seed germination experiments showed that germinability and germination rates were increased in bird-ingested seeds compared with intact fruits for most species (except for *C. ehrenbergiana* and *Condalia* spp.). Also, different mechanisms acting on seeds during their passage through the digestive tract of birds were evidenced (deinhibition or scarification effects). Finally, the seed rain found in the different elements (fragments and isolated trees) would indicate that seed dispersal process by birds is maintained in the fragmented landscape studied. Specially, seed dispersal under isolated trees is a key evidence of the existence of seed movement among fragments. These results together with the functional connectivity mediated by movements of bird dispersers suggest the existence of an ecological connectivity of the bird seed dispersal process in the fragmented landscape.

Introducción general

Las actividades humanas tales como la deforestación y la expansión de la superficie destinada a la agricultura han conducido a un alto grado de transformación de los ecosistemas del planeta y representan los principales procesos que amenazan la biodiversidad y el mantenimiento de los servicios ecosistémicos alrededor del mundo (Bender *et al.* 1998; Schleuning *et al.* 2011; Aide *et al.* 2012). En América Latina, el Chaco representa un importante “hotspot” de pérdida de bosque (Aide *et al.* 2012). En particular, en el distrito fitogeográfico del bosque Chaqueño de Argentina, la destrucción del hábitat por actividades humanas ha alcanzado tasas muy elevadas durante los últimos 30 años; en consecuencia, el bosque se halla actualmente reducido a fragmentos de distinta área con diferente grado de disturbio (Gavier y Bucher 2004; Zak *et al.* 2004; Zak 2008).

Fragmentación de hábitat

La destrucción del hábitat posee dos componentes: la pérdida de hábitat y la fragmentación *per se* (división espacial de una unidad de hábitat; Fahrig 2003). Estos dos componentes del proceso de destrucción del hábitat modifican el patrón espacial del hábitat mediante: a) una reducción en la cantidad de hábitat, b) un aumento en el número de fragmentos, c) una disminución en el área de los fragmentos, d) un aumento en el aislamiento de los fragmentos. Estos parámetros forman parte de la mayoría de las medidas o métricas cuantitativas de la fragmentación, y los tres últimos se refieren específicamente a los cambios en la configuración de los elementos de un paisaje (Fahrig 2003; Betts *et al.* 2006). Si bien el proceso de fragmentación es un fenómeno que ocurre a escala de paisaje (McGarigal y Cushman 2002), para el abordaje de estudios en ambientes fragmentados se pueden realizar mediciones en una escala de sitio, como por ejemplo el área y forma de los fragmentos, y analizar otras métricas (e.g. número de fragmentos, conectividad o aislamiento entre fragmentos) en una escala de paisaje (Fahrig 2003).

Los paisajes fragmentados son altamente complejos para ser estudiados y, actualmente, existen numerosas métricas de fragmentación que se pueden calcular a

diferentes escalas espaciales para caracterizar el ambiente fragmentado (McGarigal *et al.* 2002; Calabrese y Fagan 2004; Metzger 2004). La elección correcta de las métricas de fragmentación en estudios en paisajes fragmentados depende de la especie, proceso o patrón biológico que se desee evaluar (Calabrese y Fagan 2004; Metzger 2004; Thornton *et al.* 2011). En general, es preferible el uso de pocas métricas de fragmentación que sean indicadoras de las características del paisaje fragmentado según el organismo o proceso biológico que se esté evaluando (Metzger 2004). El área y conectividad o aislamiento de los fragmentos son las métricas más comúnmente utilizadas en los estudios que evalúan las consecuencias ecológicas de la fragmentación sobre la biodiversidad (Martensen *et al.* 2008; Prugh *et al.* 2008; Collinge 2009). El área de los fragmentos puede determinar en gran medida la cantidad de especies y abundancia de individuos y la conectividad puede alterar procesos ecológicos como la tasa de dispersión de las plantas y animales entre los fragmentos y la persistencia de las poblaciones y comunidades en los mismos (Collinge 2009). Existen numerosas métricas de conectividad y/o aislamiento estructural de los fragmentos, y nuevamente, la elección de la métrica más apropiada dependerá de la escala espacial y si se consideran los patrones que son percibidos por el hombre para clasificar los elementos del paisaje o el punto de vista de el/los organismo/s en estudio (Tischendorf y Fahrig 2000; Calabrese y Fagan 2004; Fischer y Lindenmayer 2007).

Marco teórico de la fragmentación

Las repercusiones ecológicas que tiene la fragmentación son muy complejas e involucran diferentes escalas temporales, espaciales y niveles de organización. Existen algunas teorías ecológicas que intentan contribuir al entendimiento de las consecuencias de la fragmentación sobre los individuos, poblaciones y comunidades. La teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson 1963, 1967) se considera la base teórica del concepto de fragmentación, aunque fue desarrollada en un contexto totalmente diferente para explicar la relación entre el número de especies con el área de las islas oceánicas y con la distancia al continente (i.e. mayor número de especies en islas con áreas mayores y más cercanas al continente, Aguilar *et al.* 2009; Collinge 2009). A partir de la analogía entre islas y fragmentos (insularidad de ambos sistemas) se realizaron numerosos estudios para evaluar el efecto del área de los fragmentos y la distancia al sitio continuo de bosque sobre la cantidad y

abundancia de especies (Bender *et al.* 1998; Martensen *et al.* 2008; Prugh *et al.* 2008; Boscolo y Metzger 2011). Sin embargo, algunos de los supuestos de la teoría no se cumplen en ambientes terrestres fragmentados, principalmente por las diferentes escalas temporales que involucran (i.e. tiempo evolutivo en las islas a diferencia de los fragmentos que son más recientes) y a condiciones ambientales particulares (i.e. el mar es una matriz inhóspita e uniforme en comparación con la matriz antrópica con diferentes grados de permeabilidad y heterogénea que rodea los fragmentos de bosque), entre otros (Laurance 2008; Prugh *et al.* 2008; Aguilar *et al.* 2009; Collinge 2009). Asimismo, la teoría de biogeografía de islas no considera cómo puede modificarse la composición de la comunidad en los fragmentos y cuáles especies son las más vulnerables (Laurance 2008). La teoría de biogeografía de islas fue modificándose para adaptarse a los sistemas fragmentados terrestres y se empezaron a considerar elementos estructurales del paisaje como los corredores y la heterogeneidad de los fragmentos y de la matriz para explicar los cambios en la riqueza de especies (Collinge 2009).

Otra teoría ampliamente utilizada para explicar las consecuencias ecológicas de la fragmentación es la teoría de metapoblaciones (Levin 1969) que también se originó en otro campo de investigación (control de plagas de insectos) y considera a las poblaciones locales presentes en los fragmentos como parte de una meta-población (conjunto de poblaciones locales) que se conectan y mantienen en el tiempo gracias al balance entre las tasas de inmigración/emigración de individuos (Collinge 2009). El principal aporte de esta teoría es que incorpora la estructura del paisaje (diferente distribución de los fragmentos y presencia de corredores y “stepping stones”) para evidenciar procesos ecológicos y cambios en los parámetros poblacionales (Aguilar *et al.* 2009). Asimismo, esta teoría reconoce la importancia de la conservación de los fragmentos de pequeña área ya que contribuyen al mantenimiento de la metapoblación (Collinge 2009). Recientemente se desarrolló una extensión de la teoría de metapoblaciones, la teoría de metacomunidades que se enfoca en las comunidades mediante el entendimiento de las interacciones entre especies en ambientes fragmentados (Holyoak, Leibold y Hala 2005 *en* Collinge 2009). Las teorías de metapoblaciones, metacomunidades y sus derivaciones a escalas mayores (meta-ecosistemas y meta-paisajes) enfatizan la importancia de la configuración espacial para las interacciones

entre especies y el movimiento de organismos, materia y energía en el paisaje (Collinge 2009).

Finalmente, existen otras teorías más recientes que priorizan la configuración del paisaje y la incorporación de las escalas espaciales funcionales de los organismos (Aguilar *et al.* 2009; Collinge 2009). El conjunto de teorías disponibles en la actualidad aportan diferentes aproximaciones al entendimiento de los sistemas fragmentados, sin embargo, aún no son suficientes para entender y explicar la complejidad de los ambientes fragmentados.

Interacciones planta-animal en ambientes fragmentados

Las interacciones mutualistas planta-animal son procesos ecosistémicos esenciales muy complejos que pueden ser alterados en ambientes fragmentados por el hombre (Aizen y Feinsinger 1994; Galetto *et al.* 2007; Pizo 2007; García *et al.* 2010; Schleuning *et al.* 2011; McConkey *et al.* 2012; Markl *et al.* 2012). En ambientes chaqueños fragmentados se ha encontrado que las interacciones planta-polinizador se modifican debido a cambios en la riqueza, abundancia y comportamiento de los polinizadores con consecuencias negativas sobre el éxito reproductivo de las plantas (Aizen y Feinsinger 1994; Aguilar *et al.* 2006; Aguilar *et al.* 2009). Asimismo, en el bosque chaqueño existen otras interacciones mutualistas planta-animal, como la dispersión de semillas por aves frugívoras, que han sido poco estudiadas en sitios conservados (Varela 2004; Caziani 1996) y menos aún en ambientes fragmentados (Ferrerías *et al.* 2008; Sánchez Hümöller 2009; Ponce *et al.* 2012).

Dispersión de semillas por aves

La dispersión biótica de semillas se relaciona directamente con la capacidad de desplazamiento de las poblaciones de plantas en el paisaje y con el establecimiento posterior de las plántulas en sitios lejanos a la planta progenitora, lo cual es crucial para el mantenimiento de las especies en el espacio y el tiempo (Vander Wall *et al.* 2005). En particular, la dispersión de semillas por aves sería una interacción mutualista ya las plantas son beneficiadas por el servicio de dispersión de su progenie mientras que las aves obtienen alimento de las plantas que visitan (Howe 1984). Las aves frugívoras serían importantes agentes de dispersión de semillas -i.e. cantidad de semillas dispersadas y distancia de dispersión- debido a su alta movilidad, comportamiento de alimentación y tiempo de

retención de las semillas que ingieren (Schupp 1993; Jordano y Schupp 2000; Ortiz-Pulido *et al.* 2000; Traveset y Verdú 2002; Schupp *et al.* 2010). A su vez, en algunas especies de plantas dispersadas por aves se ha encontrado que el tratamiento de las semillas durante su paso por el tracto digestivo puede aumentar el porcentaje de semillas germinadas y la velocidad de germinación de las mismas (Traveset y Verdú 2002; Traveset *et al.* 2007; Schupp *et al.* 2010).

En el bosque chaqueño aproximadamente el 32% de las especies de plantas leñosas son endozoocóricas, principalmente dispersadas por aves y mamíferos y la mayoría de las especies se encuentra en los fragmentos de bosque de la provincia de Córdoba (Noir *et al.* 2002; Cagnolo *et al.* 2006; Ponce *et al.* 2012). Asimismo, existen numerosas especies de aves chaqueñas que consumen frutos y pueden dispersar las semillas (Lopez de Casenave *et al.* 1995; Caziani 1996; Casenave *et al.* 1998; Codesido y Bilenca 2004; Sánchez Hümöller 2009) lo cual estaría sugiriendo que puede existir una trama compleja de interacciones planta-ave frugívora en los ambientes de bosque chaqueño.

Dispersión de semillas por aves en ambientes fragmentados

En paisajes fragmentados la dispersión de semillas por aves y el reclutamiento posterior de las plántulas pueden estar afectados por la pérdida o disminución en abundancia de sus dispersores en los fragmentos de bosque pequeños y/o aislados (Cordeiro y Howe 2003; Uezu *et al.* 2005; Kirika *et al.* 2008; Melo *et al.* 2010; Schleuning *et al.* 2011). Asimismo, los patrones de forrajeo y la efectividad de dispersión de los frugívoros pueden ser alterados en ambientes fragmentados (Santos *et al.* 1999; Wright 2007; Aguilar *et al.* 2009).

La dispersión de semillas en paisajes fragmentados sería un proceso clave en la persistencia de las poblaciones de plantas, ya que aquellas especies con agentes de dispersión capaces de mover semillas entre fragmentos, podrán mantener o aumentar la conectividad genética (Hamrick 2004; Bacles *et al.* 2006; Aguilar *et al.* 2009), en comparación con otras especies en donde este proceso se encuentre interrumpido (Graham *et al.* 2002; Kirika *et al.* 2008). En los bosques tropicales se ha observado que las aves pueden moverse entre fragmentos y que sus patrones de desplazamiento pueden variar de acuerdo a las características de las diferentes especies (i.e comportamiento de alimentación, tamaño, uso de

hábitat) y a la configuración del paisaje (Awade y Metzger 2008; Lees y Peres 2009; Lehouck *et al.* 2009; Yabe *et al.* 2010; Lloyd y Marsden 2011). En particular, se ha observado que algunas especies de aves frugívoras poseen alta capacidad de movimiento entre fragmentos y que la configuración del paisaje podría influenciar sus patrones de frugivoría y por ende el movimiento de semillas (Graham 2001; Lehouck *et al.* 2009; Magrach *et al.* 2012). Las aves frugívoras podrían actuar como “conectores móviles” (“mobile links” en inglés) movilizando semillas entre los fragmentos y promoviendo una conectividad ecológica del proceso de dispersión en paisajes fragmentados (Lundberg y Moberg 2003; Pizo y Santos 2011; Lenz *et al.* 2011).

Finalmente, la abundancia y composición de la lluvia de semillas dispersadas por aves que llega a cada fragmento podría variar entre fragmentos, lo cual podría tener repercusiones importantes en el establecimiento posterior de las especies de plantas en ambientes fragmentados (Melo *et al.* 2006; Knörr y Gottsberger 2012).

Antecedentes en los fragmentos de bosque chaqueño de Córdoba

Existe una Tesis realizada en fragmentos de bosque Chaqueño de Córdoba sobre la dinámica de comunidades de aves en general en 24 fragmentos de diferente área (0,6 a 280 hectáreas), y algunos de los fragmentos se encuentran en la misma área de muestreo estudiada (Dardanelli 2006). Asimismo, existen estudios previos sobre la remoción de frutos por aves frugívoras de especies de plantas nativas y exóticas en relación al área de los fragmentos (Ferrerías *et al.* 2008; Sánchez Hümöller 2009; Ponce *et al.* 2012). En estos trabajos se encontraron diferentes resultados según las especies consideradas, desde altas tasas de remoción en fragmentos de mayor área hasta el patrón inverso (Ferrerías *et al.* 2008; Sánchez Hümöller 2009; Ponce *et al.* 2012). No obstante, aún no existen estudios específicos sobre la comunidad de aves frugívoras y otras variables del proceso de dispersión de semillas que pueden verse modificadas en ambientes fragmentados. En consecuencia, en el desarrollo de esta tesis se plantea un análisis comparativo del ensamble de aves que consumen y dispersan las semillas de las plantas nativas en fragmentos de bosque chaqueño de diferente área y conectividad estructural y cómo son los patrones de movimiento de estas aves en el paisaje fragmentado. A su vez, se evaluará si existen variaciones en las semillas dispersadas por aves (lluvia de semillas) en diferentes elementos del paisaje fragmentado: fragmentos y

en árboles aislados en la matriz. Finalmente, se evaluará la germinación de semillas, un atributo de la calidad de dispersión de semillas por aves, para determinar si las aves además de movilizar semillas pueden favorecer la regeneración de las especies de plantas que dispersan. Un enfoque de estas características mejorará el entendimiento sobre el proceso de dispersión de semillas por aves y la dinámica de la regeneración de plantas en ambientes fragmentados y permitirá generar algunas pautas para la conservación y mantenimiento de las especies de plantas nativas y de las aves que las dispersan.

Objetivo general: Analizar la dispersión de semillas por aves de especies de plantas nativas en un paisaje fragmentado de bosque Chaqueño.

A continuación se presentan brevemente los objetivos específicos de cada capítulo:

Capítulo 1. Se enfoca en la caracterización de la comunidad de plantas ornitócoras presente en los fragmentos y en el ensamble de aves frugívoras y dispersoras de semillas. En este capítulo se evalúa la abundancia relativa, riqueza y composición del ensamble de aves entre los siete fragmentos de bosque chaqueño de diferente área y conectividad estructural.

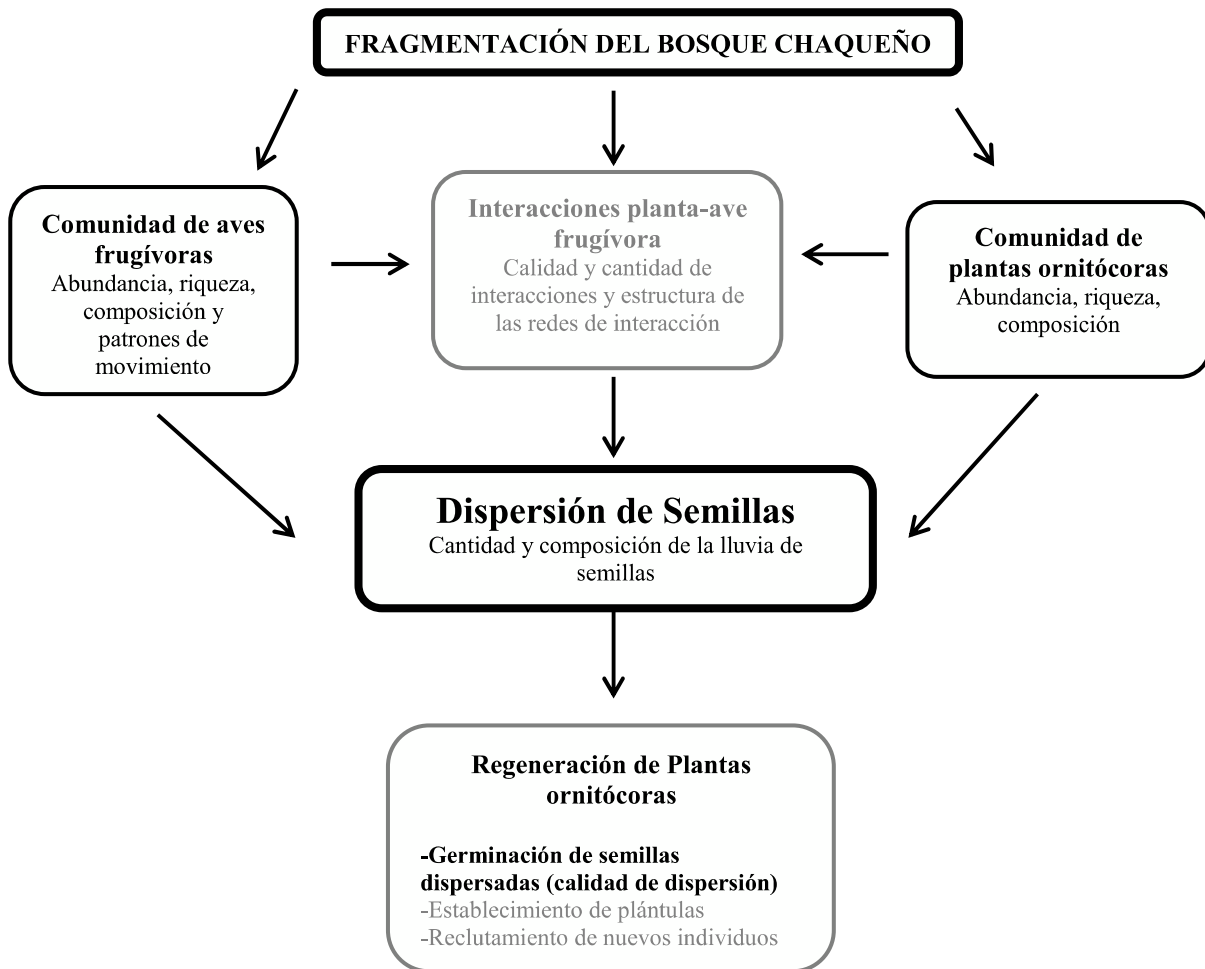
Capítulo 2. En este capítulo se estudian los patrones de movimiento de las aves frugívoras y la conectividad funcional de los fragmentos mediada por sus desplazamientos. En primera instancia, se avalúa la tasa de desplazamiento e identidad del ensamble de las aves entre los fragmentos de diferente área y conectividad estructural. Luego se describen los patrones de movimiento en los siete fragmentos (i.e. dirección y destino de los desplazamientos) de seis especies de aves dispersoras más importantes por su mayor abundancia y grado de frugivoría. A su vez, se comparan las tasas de movimiento y distancias de desplazamiento entre fragmentos entre las seis especies de aves. Finalmente, a una escala de paisaje se evalúa si existen variaciones entre las seis especies de aves en la conectividad funcional entre fragmentos mediada por su movimiento.

Capítulo 3. Dada la capacidad de las aves para conectar funcionalmente los fragmentos mediante su movimiento, en este capítulo se evalúa la dispersión de semillas en el paisaje fragmentado. Se analiza la lluvia de semillas dispersadas por aves en distintos elementos del

paisaje: fragmentos y árboles aislados de Tala (*Celtis ehrenbergiana*) y Algarrobo (*Prosopis* spp.) en la matriz de cultivo. Se evalúa la densidad y composición de la lluvia de semillas entre fragmentos de distinta área y conectividad estructural y entre árboles de Tala y Algarrobo inmersos en los fragmentos y aislados en la matriz de cultivo. Asimismo se analiza la lluvia de semillas entre los árboles aislados de Tala (especie ornitócora) y Algarrobo (no ornitócora).

Capítulo 4. En este último capítulo se evalúa la germinación de semillas, un atributo de la calidad de dispersión por aves. Se analiza el porcentaje y velocidad de germinación entre semillas defecadas y/o regurgitadas, semillas obtenidas de frutos intactos y frutos intactos en siete especies de plantas arbóreas y arbustivas que fueron abundantes en la dieta y en la lluvia de semillas dispersadas por aves (*Celtis ehrenbergiana*, *Condalia* spp., *Lithraea molleoides*, *Lycium cestroides*, *Schinus fasciculatus*, *Zanthoxylum coco* y *Lantana camara*).

Finalmente, se integran todos los resultados obtenidos en la Discusión general y se realizan algunas consideraciones sobre la implicancia de los resultados para el manejo y restauración de bosques en ambientes fragmentados.



Esquema general de la Tesis. La fragmentación del bosque Chaqueño puede modificar las **interacciones planta-ave frugívora** directamente y/o a través de cambios en la **comunidad de plantas ornitócoras** o en la **comunidad de aves frugívoras**. Los cambios en estos tres componentes podrían tener repercusiones directas sobre el proceso de **dispersión de semillas** por aves en el paisaje fragmentado. Finalmente, modificaciones en la cantidad y composición de la lluvia de semillas dispersadas podrían tener consecuencias directas sobre la **regeneración de plantas ornitócoras** en el paisaje fragmentado. Los cuadros de color negro indican las variables que serán consideradas en la presente Tesis. Los cuadros y textos en gris representan otras variables que no serán incluidas en la Tesis pero que deben ser consideradas para evaluar el proceso de dispersión de semillas y sus consecuencias sobre la regeneración de plantas en los ambientes fragmentados.

Área de estudio

Los fragmentos de bosque seleccionados están localizados en la Región Chaqueña de la Provincia de Córdoba (Departamentos Santa María y Colón, altitud 500 a 800m.s.l.) en la Estancia Santo Domingo (31°09'S a 31°13'S y 64°13'W a 64°17'W). Estos fragmentos de bosque son remanentes de desmontes para destinar tierras a la agricultura realizados en la década del '70 (Ashworth y Martí 2011). Los fragmentos no fueron desmontados debido a que poseen un suelo rocoso y/o un terreno con pendiente que dificultan la agricultura. Actualmente, los fragmentos de bosques se hallan inmersos en matrices de cultivo de soja y maíz en verano y trigo en invierno, y algunos son utilizados para alimento del ganado en invierno.

La temperatura media anual de Córdoba es 16 °C, con temperaturas máximas de 45 °C y mínimas de -9°C (Capitanelli 1979). Las mayores precipitaciones ocurren entre octubre y marzo (578mm promedio). Luego de la temporada húmeda, hay una extensa temporada seca desde abril hasta septiembre (116mm por temporada en promedio) que coincide con el periodo de bajas temperaturas (Capitanelli 1979). Esta región es considerada como un ambiente semi-árido por el alto potencial de evapotranspiración que determina un déficit hídrico durante 11 meses al (i.e., 69 y 97mm de déficit de agua durante la temporada húmeda y seca respectivamente; Capitanelli 1979). Asimismo, el comienzo de la temporada lluviosa no es predecible (puede ocurrir desde septiembre hasta enero).

La vegetación característica de los fragmentos está compuesta por un bosque secundario con una altura de copa que usualmente llega a los 7-9 metros de altura (Luti *et al.* 1979; Cabido y Zak 1999). El estrato arbóreo está dominado por *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Prosopis* spp., *Zanthoxylum coco* y *Lithraea molleoides*; en el estrato arbustivo (1.5–3 m) dominan las especies de *Celtis ehrenbergiana* y *Acacia* spp.; y existen especies herbáceas y pastos (0–1 m), enredaderas y bromelias epífitas (Luti *et al.* 1979; Cabido *et al.* 1991).

Métricas de fragmentación

Durante el desarrollo de la tesis, para los Capítulos 1 y 2 se seleccionaron siete fragmentos de bosque ubicados dentro de la Estancia Santo Domingo (Figura 1 y Tabla 1). Para el Capítulo 3 se adicionó un nuevo fragmento a los siete ya seleccionados (Figura 1, fragmento n° 8). Se seleccionaron fragmentos de diferentes áreas con el fin de contemplar

todo el gradiente de tamaños en el paisaje fragmentado estudiado. Posteriormente a la elección de los fragmentos se decidió incluir otra métrica de fragmentación: conectividad estructural de los fragmentos.

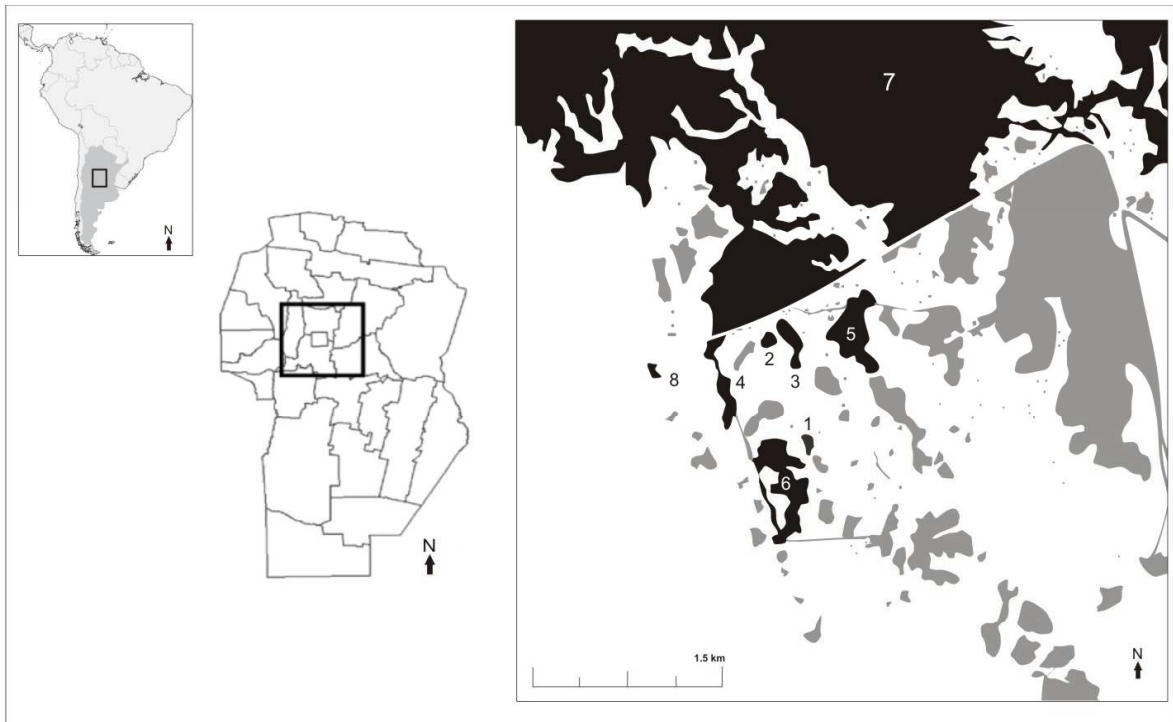


Figura 1. Ubicación del sitio de estudio y fragmentos de bosque Chaqueño seleccionados para realizar los Capítulos 1 y 2 (fragmentos 1 a 7) y el Capítulo 3 (fragmentos 1 a 8).

Se utilizó una imagen satelital clasificada Landsat TM5 (bandas 3, 4 y 5) del año 1992 para calcular la distancia entre fragmentos, el área y la conectividad estructural (Indice Proximity) de los ocho fragmentos seleccionados (Tabla 1). Debido a que todos los fragmentos presentan una formación de bosque chaqueño secundario similar y a que la matriz corresponde a cultivos de soja y maíz, se clasificó el paisaje en sólo dos clases: bosque y no bosque (matriz). Se usó esta imagen clasificada para calcular el área y la conectividad estructural (Indice Proximity) de los ocho fragmentos seleccionados con el software Fragstats (McGarigal *et al.* 2002).

Para determinar la conectividad estructural de los fragmentos seleccionados se calculó el índice Proximity que cuantifica el contexto espacial del fragmento en relación a sus vecinos. Se puede calcular considerando distintos radios o “buffers” alrededor del fragmento elegido de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$Prox_i = \sum_{s=1}^N \frac{a_j}{d_{ij}^2}$$

Donde:

$Prox_i$: es la conectividad estructural del fragmento elegido i (considera los todos fragmentos dentro de una región de un determinado tamaño- buffer)

a_j : área del fragmento j

d_{ij} : distancia entre el fragmento i y el fragmento j.

El índice Proximity es adimensional, y disminuye a menor conectividad estructural. Esto ocurre ya que el área es dividida por la distancia al cuadrado, entonces cuanto mayor es la distancia entre dos fragmentos de bosque de la misma área menor será el valor del índice y la conectividad. Por otro lado, los fragmentos que difieren en cuanto al área, pero están a una misma distancia tendrán índices mayores cuanto mayor sea el área (Bender *et al.* 2003). Este índice está altamente relacionado con la capacidad dispersiva de los organismos (Bender *et al.* 2003, Rabello *et al.* 2010) y en este trabajo se calculó el índice utilizando un radio de 200 metros teniendo en cuenta la configuración del paisaje muestreado y la capacidad de movimiento de las aves frugívoras (ver en resultados de Capítulo 2).

Tabla 1. Área y conectividad estructural (Índice Proximity) de los 8 fragmentos seleccionados (ver números en Figura 1) calculadas mediante la utilización del programa Fragstats.

Área del Fragmento(ha)	Índice Proximity ^a	Número del Fragmento
0,569	1,057	8
0,73	15,47	1
1,38	973,92	2
4,14	1811,75	3
5,28	3419,68	4
13,65	661,66	5
15,11	18,72	6
2493,36	4089,15	7

^a Índice de conectividad estructural “Proximity” calculado con un radio de 200 metros alrededor del fragmento

Comunidad de plantas ornitócoras

La vegetación nativa presente en los fragmentos de bosque chaqueño incluye una gran proporción de especies dispersadas por aves (ornitócoras). La mayoría de estas especies son árboles y arbustos, pero también hay algunas enredaderas (*Passiflora morifolia*, *P. suberosa*) y plantas herbáceas (*Salpichroa origanifolia*, *S.chenopodioides*, *Rivina humilis*, *Lantana grisebachii*) que presentan frutos ornitócoros. Asimismo, en los fragmentos pueden encontrarse algunas especies exóticas como *Ligustrum lucidum*, *Morus alba* y *Lantana camara* (Tabla 2).

Tabla 2. Hábito y características morfológicas de los frutos y unidades de dispersión (UD) de las especies de plantas ornitócoras registradas en los fragmentos de bosque chaqueño de la Estancia Santo Domingo.

Nombre científico	Nombre vulgar	Hábito	Fruto	N° semillas	UD	DUD ¹ (mm)	Coloración UD
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	Tala	árbol- arbusto	drupa	1	fruto	6-9,0	amarillo anaranjada
<i>Condalia buxifolia</i>	Piquillín	árbol- arbusto	drupa	1	fruto	8	morada oscura
<i>Condalia montana</i>	Piquillín	arbusto	drupa	1	fruto	7	rojizo
<i>Condalia microphylla</i>	Piquillín	arbusto	drupa	1	fruto	5- 11,0	rojizo
<i>Jodinia rhombifolia</i>	Peje	árbol	drupa	1	fruto	7	naranja
<i>Morus alba</i> *	Mora blanca	árbol	drupa	s/d	infructescencia	20 a 30	blanca
<i>Ligustrum lucidum</i> *	Siempre verde	árbol	drupa	1	fruto	5	negro azulado
<i>Lithrea molleoides</i>	Molle de Beber	árbol	drupa	1	fruto	6-8,0	traslúcido con pulpa negra
<i>Zanthoxylum coco</i>	Coco	árbol	folículo dehiscente	1	semilla	5-7,0	negra brillante
<i>Cestrum parqui</i>	Duraznil lo negro	arbusto	baya	8	fruto	7 a 10	negro
<i>Berberis ruscifolia</i>	Calafate	arbusto	baya	2 a 4	fruto	5	azul oscuro
<i>Ephedra triandra</i>	Pico de Loro	arbusto	pseudofruto	2	pseudofruto	5,3	roja
<i>Lantana camara</i> *	Bandera española	arbusto	drupa	1	fruto	4 a 7	negro azulado

¹DUD: diámetro de unidad de dispersión

*especies exóticas

Tabla 2. Continuación.

Nombre científico	Nombre vulgar	Hábito	Fruto	Nº semillas	UD	DUD (mm)	Coloración UD
<i>Lycium cestroides</i>	Tumiñico	arbusto	baya	29	fruto	5-6,0	roja, anaranjada o morada
<i>Lycium ciliatum</i>	---	arbusto	baya	59	fruto	5 a 8	rojo
<i>Porlieria microphylla</i>	Cucharero	arbusto	1-5 clusas	1 a 5	clusa	4,5	negra parda brillante
<i>Schinus fasciculatus</i>	Moradillo	arbusto	drupa	1	fruto	4-5,0	violeta o morada
<i>Solanum argentinum</i>	---	arbusto	baya	10	fruto	6-7,0	rojizo-amarillenta
<i>Lantana grisebachii</i>	---	hierba	drupa	2	fruto	5	negro
<i>Rivina humilis</i>	Sangre de toro	hierba	baya	1	fruto	4-5,5	roja
<i>Salpichroa organifolia</i>	Uvita de Campo	hierba	baya	29	fruto	8,5	blanca
<i>Solanum chenopodioides</i>	Yerba mora	hierba	baya	44	fruto	5,5	morada
<i>Passiflora morifolia</i>	Pasionaria	enredadera	baya con semillas ariladas	s/d	semilla	3,5-5,2	anaranjada
<i>Passiflora suberosa</i>	Pasionaria	enredadera	baya con semillas ariladas	13	fruto	6,8	morada
<i>Tripodanthus flagellaris</i>	Liga blanca	epífita	baya	1	fruto	sin datos	negra

¹DUD: diámetro de unidad de dispersión

*especies exóticas

Ensamble de aves frugívoras

En los fragmentos de bosque chaqueño ya han sido registradas 25 especies de aves (Dardanelli 2006, *Obs. personal*) que potencialmente pueden consumir frutos y dispersar las semillas de las especies de plantas ornitócoras (Tabla 3). Para el desarrollo de los Capítulos 1 y 2 de la Tesis que involucran el ensamble de aves se decidió diferenciar las especies en dos grupos: **Dispersoras** y **Frugívoras**, basándose en los datos de consumo de frutos obtenidos a partir del análisis de sus defecaciones (para más detalles ver en **Consumo de frutos por aves** en Apéndice I) y referencias obtenidas de la bibliografía. Esta diferenciación es importante ya que no todas las aves frugívoras dispersan efectivamente las semillas (Tabla 3):

- ✓ **Dispersoras:** especies de aves que presentaron un alto porcentaje de semillas en la dieta (defecaciones, regurgitados, para más detalles ver en **Consumo de frutos por aves**, Figura 2 en Apéndice I) y especies que son citadas en la bibliografía como dispersoras (Caziani 1994; Rouges y Blake 2001; Durães y Marini 2005; Lopes *et al.* 2005; Francisco *et al.* 2007; Piratelli y Pereira 2002; Gasperin y Pizo 2009; De la Peña 2011)
- ✓ **Frugívoras:** especies dispersoras de la categoría anterior más aquellas especies que fueron observadas consumiendo frutos en el sitio de estudio (Ponce *et al.* 2012 y observaciones personales) pero aún no está claro si son dispersoras, ya que pueden ser consumidores de pulpa o destruir la semillas al ingerir el fruto (Piratelli y Pereira 2002, Lopes *et al.* 2005, Francisco *et al.* 2007, Rouges y Blake 2001; De la Peña 2011).

Tabla 3. Especies de aves frugívoras y subconjunto de aves dispersoras registradas en los fragmentos de bosque chaqueño de la Estancia Santo Domingo. La clasificación ecológica de las especies fue tomada de Dardanelli 2006: especies de bosque, especies generalistas de hábitat, especies de borde. En **negrita** se destacan las especies seleccionadas por Dardanelli 2006 en su Tesis titulada “Dinámica de comunidades de aves en fragmentos de bosque de la provincia de Córdoba” para la determinación de los requerimientos de área mínima y la relación especie-área.

Nombre científico	Abreviatura	Nombre común	Frugívoras	Dispersoras	Clasificación ecológica
<i>Aimophila strigiceps</i>	Aimstr	Cachilo corona castaña	✓		bosque
<i>Colaptes melanochloros</i>	Colmel	Carpintero real	✓	✓	bosque
<i>Coryphospingus cucullatus</i>	Corcuc	Brasita de fuego	✓		bosque
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Cycguj	Juan chiviro	✓		bosque
<i>Elaenia albiceps</i> *	Elaalb	Fío fío silbón	✓	✓	bosque
<i>Elaenia parvirostris</i>	Elapar	Fío fío pico corto	✓	✓	bosque
<i>Empidonomus aurantioatrocristatus</i>	Empaur	Tuquito gris	✓	✓	bosque
<i>Guira guira</i>	Guigui	Pirincho	✓		generalista

*especies migratorias

Tabla 3. *Continuación.*

<i>Leptotila verreauxi</i>	Lepver	Yerutí común	✓		bosque
<i>Myiarchus sp.</i>	Myisp	Burlisto	✓	✓	bosque
<i>Myiarchus swainsoni</i> *	Myiswa	Burlisto común	✓	✓	bosque
<i>Myiodynastes maculatus</i> *	Myimac	Benteveo rayado	✓	✓	bosque
<i>Phytotoma rutila</i>	Phytrut	Cortarramas	✓		bosque
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Pitsul	Benteveo común	✓	✓	generalista
<i>Poospiza melanoleuca</i>	Poomel	Monterita cabeza negra	✓		bosque
<i>Poospiza nigrorufa</i>	Poonig	Sietevestidos	✓		bosque
<i>Pseudoseisura lophotes</i>	Pselop	Cacholote	✓		bosque
<i>Saltator aurantiirostris</i>	Salaur	Pepitero de collar	✓	✓	bosque
<i>Thraupis bonariensis</i>	Thrbon	Naranjero	✓	✓	bosque
<i>Turdus amaurochalinus</i>	Turama	Zorzal chalcharero	✓	✓	bosque
<i>Turdus chiguanco</i>	Turchi	Zorzal chiguanco	✓	✓	generalista
<i>Turdus rufiventris</i>	Turruf	Zorzal colorado	✓	✓	bosque
<i>Tyrannus savana</i> *	Tyrsav	Tijereta	✓	✓	borde

*especies migratoria

Tabla 3. *Continuación.*

<i>Vireo olivaceus</i> *	Viroli	Chiví común	✓	✓	bosque
<i>Xenopsaris albinucha</i>	Xenalb	Tijerilla	✓		borde
<i>Zonotrichia capensis</i>	Zoncap	Chingolo	✓		generalista

*especies migratoria

Bibliografía

- Aguilar R, Ashworth L, Galetto L, Aizen MA (2006) Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology letters* 9:968–80
- Aguilar R, Ashworth L, Cagnolo L, Jausoro M, Quesada M y L Galetto (2009) Dinámica de interacciones mutualistas y antagonistas en ambientes fragmentados. En: Medel R, Aizen MA y R Zamora (eds) *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. 1°ed. Universitaria, Santiago de Chile, pp 199-230
- Aide TM, Clark ML, Grau HR, López-Carr D, Levy MA, Redo D, Bonilla-Moheno M, Riner G, Andrade-Núñez MJ, Muñiz M (2012) Deforestation and reforestation of latin america and the caribbean (2001-2010). *Biotropica* 0:n/a–n/a. doi:10.1111/j.1744-7429.2012.00908.x
- Aizen MA, Feinsinger P (1994) Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 330–351
- Ashworth L, Martí ML (2011) Forest fragmentation and seed germination of native species from the chaco serrano forest. *Biotropica* 43:496–503
- Awade M, Metzger JP (2008) Using gap-crossing capacity to evaluate functional connectivity of two Atlantic rainforest birds and their response to fragmentation. *Austral Ecology* 33:863–871
- Bacles CFE, Lowe AJ, Ennos RA (2006) Effective seed dispersal across a fragmented landscape. *Science* 311:628
- Bender DJ, Contreras TA, Fahrig L (1998) Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* 79:517–533
- Bender DJ, Tischendorf L, Fahrig L (2003) Using patch isolation metrics to predict animal movement in binary landscapes. *Landscape Ecology* 18:17–39

- Bernardello L, Rodríguez I, Stiefken L y L Galetto (1995) The hybrid nature of *Lycium ciliatum* x *cestroides* (Solanaceae): experimental, anatomical, and cytological evidence. *Canadian Journal of Botany* 73:1995-2005
- Betts MG, Forbes GJ, Diamond AW, Taylor PD (2006) Independent effects of fragmentation on forest songbirds: an organism-based approach. *Ecological applications* 16:1076–89
- Boscolo D, Metzger JP (2011) Isolation determines patterns of species presence in highly fragmented landscapes. *Ecography* 34:1018–1029
- Cabido MR , Carranza ML, Acosta, A, y S Paéz (1991) Contribución al conocimiento fitosociológico del Bosque Chaqueño Serrano en la provincia de Córdoba, Argentina. *Phytocoenología* 19: 547–56
- Cabido MR, y MR Zak (1999) Vegetación del Norte de Córdoba, Secretaría de Agricultura, Ganadería y Recursos Renovables de Córdoba, Córdoba, Argentina
- Cagnolo L, Cabido M, Valladares G (2006) Plant species richness in the Chaco serrano woodland from central Argentina: ecological traits and habitat fragmentation effects. *Biological Conservation* 132:510–519
- Calabrese JM, Fagan WF (2004) A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2:529–536
- Casenave L de, Pelotto JP, Caziani SM, Mermoz M, Protomastro J (1998) Responses of avian assemblages to a natural edge in a Chaco semiarid forest in Argentina. *The auk* 115:425–435
- Capitanelli, RG (1979). Clima. En: Vázquez JB, Miatello RA, Roqué ME (eds) Geografía física de Córdoba. Editorial Boldt, Buenos Aires, pp 45–138

- Caziani SM (1996) Interacción plantas-aves dispersoras de semillas en un bosque chaqueño semiárido. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina, 202 pp
- Codesido M, Bilenca D (2004) Variación estacional de un ensamble de aves en un bosque subtropical semiárido del Chaco Argentina. *Biotropica* 36:544–554
- Cordeiro NJ, Howe HF (2003) Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic african tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100:14052–6
- Collinge SK (2009) Ecology of fragmented landscapes. The Johns Hopkins University Press. USA, 340 pp
- Dardanelli S (2006) Dinámica de comunidades de aves en fragmentos de bosque de la Provincia de Córdoba. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina, 175 pp
- Demaio P, Karlin UO, Medina M (2002) Árboles Nativos del Centro de Argentina. ed. Lola, Buenos Aires, 210 pp
- De la Peña MR (2011) Observaciones de campo en la alimentación de las aves. *Biologica* 13, 88 pp
- Durães, Renata, Marini MÂ (2005) A quantitative assessment of bird diets in the brazilian atlantic forest, with recommendations for future diet studies. *Ornitologia Neotropical* 16:65–8
- Fahrig L (2003) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:487–515
- Ferreras AE, Torres C, Galetto L (2008) Fruit removal of an invasive exotic species (*Ligustrum lucidum*) in a fragmented landscape. *Journal of Arid Environments* 72:1573–1580

- Fischer J, Lindenmayer DB (2007) Landscape modification and habitat fragmentation : a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16:265–280
- Francisco MR, Lunardi VO, Galetti M (2007) Bird attributes, plant characteristics, and seed dispersal of *Pera glabrata* (Schott, 1858), (Euphorbiaceae) in a disturbed cerrado area. *Brazilian journal of biology* 67:627–34
- Galetto L, Aguilar R, Musicante M, Astegiano J, Ferreras A, Jausoro M, Torres C, Ashworth L, Eynard C (2007) Fragmentación de hábitat, riqueza de polinizadores, polinización y reproducción de plantas nativas en el Bosque Chaqueño de Córdoba, Argentina. *Ecologia austral* 17:67–80
- García D, Zamora R, Amico GC (2010) Birds as suppliers of seed dispersal in temperate ecosystems: conservation guidelines from real-world landscapes. *Conservation biology* 24:1070–9
- Gasperin G, Pizo MA (2009) Frugivory and habitat use by thrushes (*Turdus* spp.) in a suburban area in south Brazil. *Urban Ecosystems* 12:425–436
- Gavier GI, Bucher EH (2004) Deforestación de las sierras chicas de Córdoba (Argentina) en el período 1970-1997. *Academia Nacional de Ciencias* 101:1–28
- Graham CH (2001) Factors influencing movement patterns of kelly-billed toucans in a fragmented tropical landscape in southern Mexico. *Conservation Biology* 15:1789–1798
- Graham CH, Martínez-leyva JE, Cruz-paredes L (2002) Use of Fruiting Trees by Birds in Continuous Forest and Riparian Forest Remnants in Los Tuxtlas , Veracruz , Mexico. *Biotropica* 34:589–597
- Hamrick J (2004) Response of forest trees to global environmental changes. *Forest Ecology and Management* 197:323–335

- Howe HF (1984) Constraints on the evolution of mutualisms. *The American naturalist* 123:764–777
- Jordano P, Schupp EW (2000) Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70:591–615
- Kirika JM, Bleher B, Böhning-Gaese K, Chira R, Farwig N (2008) Fragmentation and local disturbance of forests reduce frugivore diversity and fruit removal in *Ficus thonningii* trees. *Basic and Applied Ecology* 9:663–672
- Knörr UC, Gottsberger G (2012) Differences in seed rain composition in small and large fragments in the northeast Brazilian Atlantic Forest. *Plant biology* 14:811–819
- Lahitte HB, Hurrell JA (2004) *Árboles Rioplatenses. Árboles nativos y naturalizados del Delta del Paraná, Isla Martín García y Ribera Platense*. Editorial L.O.L.A, Buenos Aires, 300 pp
- Laurance W (2008) Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological Conservation* 141:1731–1744
- Lees AC, Peres CA (2009) Gap-crossing movements predict species occupancy in Amazonian forest fragments. *Oikos* 118:280–290
- Lehouck V, Spanhove T, Vangestel C, Cordeiro NJ, Lens L (2009) Does landscape structure affect resource tracking by avian frugivores in a fragmented Afrotropical forest? *Ecography* 32:789–799
- Lenz J, Fiedler W, Caprano T, Friedrichs W, Gaese BH, Wikelski M, Böhning-Gaese K (2011) Seed-dispersal distributions by trumpeter hornbills in fragmented landscapes. *Proceedings of The Royal Society Biological Sciences* 278:2257–64
- Levins R (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control", *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237–240

- Lloyd H, Marsden SJ (2011) Between-patch bird movements within a high-andean polylepis woodland/matrix landscape: implications for habitat restoration. *Restoration Ecology* 19:74–82
- Lopes LE, Fernandes AM, Marini MÂ (2005) Diet of some atlantic forest birds. *Ararajuba* 13:95–103
- Lopez de Casenave J, Pelotto JP, Protomastro J (1995) Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina. *Forest Ecology and Management* 72:61–69
- Lundberg J, Moberg F (2003) Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems* 6:87–98
- Luti R, Bertrán M, Galera M, Muller N, Berzal M, Nores M, Herrera M y JC Barrera, (1979) Vegetación. En: Vázquez J, Miatello R, Roqué M (eds) *Geografía Física de la Provincia de Córdoba*. Editorial Boldt, Buenos Aires, pp. 268–297
- Magrath A, Larrinaga AR, Santamaría L (2012) Effects of matrix characteristics and interpatch distance on functional connectivity in fragmented temperate rainforests. *Conservation Biology* 26:238–247
- Markl JS, Schleuning M, Forget PM, Jordano P, Lambert JE, Traveset A, Wright SJ, Böhning-Gaese K (2012) Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conservation biology* 26:1072–81
- Martensen AC, Pimentel RG, Metzger JP (2008) Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: Implications for conservation. *Biological Conservation* 141:2184–2192
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press

- McConkey KR, Prasad S, Corlett RT, Campos-Arceiz A, Brodie JF, Rogers H, Santamaria L (2012) Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation* 146:1–13
- McGarigal K, Cushman SA (2002) Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* 12:335–345
- McGarigal, K, Marks BJ, Holmes C, y Ene E (2002) FRAGSTATS: Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Accesible en www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html (último acceso Noviembre 2011).
- Melo FPL, Dirzo R, Tabarelli M (2006) Biased seed rain in forest edges: Evidence from the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* 132:50–60
- Melo FPL, Martínez-Salas E, Benítez-Malvido J, Ceballos G (2010) Forest fragmentation reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 26:35
- Metzger, JP (2004). Estrutura da paisagem: O uso adecuado de métricas. En: Cullien, L Jr., Pudran R y Valladares-Padua C (eds) Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre. Ed. da UFPR; Fundação O Boticário de Proteção à Natureza. Curitiba, Brasil, pp 423-453
- Moglia G, Gimenez AM (1998) Rasgos anatómicos característicos del hidrosistema de las principales especies arbóreas de la región Chaqueña Argentina. *Invest Agrar-Sist R7*:41–53
- Noir FA, Bravo S, Abdala R (2002) Mecanismos de dispersión de algunas especies de leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano. *Quebracho* 9:140–150
- Ortiz-Pulido R, Laborde J, Guevara S (2000) Frugivoría por Aves en un Paisaje Fragmentado: Consecuencias en la Dispersión de Semillas. *Biotropica* 32:473–488

- Piratelli A, Pereira R (2002) Dieta de aves na região leste de Mato Grosso do Sul , Brasil. Ararajuba 10:131–139
- Pizo MA (2007) Frugivory by birds in degraded areas of brazil. En: Dennis AJ (ed) Seed Dispersal: Theory and its Application in a Changing World. CAB International, pp. 615–627
- Pizo MA, Santos BTP (2011) Frugivory, post-feeding flights of frugivorous birds and the movement of seeds in a brazilian fragmented landscape. Biotropica 43:335–342
- Ponce AM, Grilli G, Galetto L (2012) Frugivoría y remoción de frutos ornitócoros en fragmentos del bosque chaqueño de Córdoba (Argentina). Bosque 33:33–41
- Prugh LR, Hodges KE, Sinclair ARE, Brashares JS (2008) Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 105:20770–5
- Rouges M, Blake G (2001) Tasas de captura y dietas de aves del sotobosque en el Parque Biológico Sierra de San Javier, Tucumán. Hornero 16:7–15
- Rouges M (2003) Bird Community dynamics along an altitudinal gradient in subtropical montane forests. Tesis Doctoral, University of Missouri-ST.Louis, USA, 134 pp
- Sánchez Hümöller HL (2009) Remoción de frutos de *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm. por aves en un gradiente de fragmentación dentro del Bosque chaqueño. Tesis de Grado, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina
- Santos T, Telleria JL, Virgos E (1999) Dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera* by birds and mammals in a fragmented landscape. Ecography 2:193–204
- Sérsic A, Cocucci A, Benítez Vieyra S, Cosacov A, Díaz L, Glinos E, Grosso N, Lazarte C, Medina M, Moré M, Moyano M, Nattero J, Paiaro V, Trujillo C y P Wiemer (2006) Flores del centro de Argentina. Una guía ilustrada para conocer 141 especies nativas. Editorial Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina, 354 pp

- Schleuning M, Farwig N, Peters MK, Bergsdorf T, Bleher B, Brandl R, Dalitz H, Fischer G, Freund W, Gikungu MW, Hagen M, Garcia FH, Kagezi GH, Kaib M, Kraemer M, Lung T, Naumann CM, Schaab G, Templin M, Uster D, Wägele JW, Böhning-Gaese K (2011) Forest fragmentation and selective logging have inconsistent effects on multiple animal-mediated ecosystem processes in a tropical forest. *PloS one* 6:1-12
- Schupp EW (1993) Quantity , quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108:15–29
- Schupp EW, Jordano P, Gómez JM (2010) Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *The New phytologist* 188:333–53
- Thornton DH, Branch LC, Sunquist ME (2011) The influence of landscape, patch, and within-patch factors on species presence and abundance: a review of focal patch studies. *Landscape Ecology* 26:7–18
- Tischendorf L, Fahrig L (2000) On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90:7–19
- Traveset A, Verdú M (2002) A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. En: Levey MDJ y WR Silva (eds) *Seed dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*, CAB Intern. Wallingford, UK, pp 339–350
- Traveset A, Robertson AW, Rodríguez-Pérez J (2007) A review on the role of endozoochory in seed germination. En: Dennis AJ, Schupp EW, Green RJ y DA Westcott (eds) *Seed dispersal : Theory and its application in a changing world*, CAB intern. Oxfordshire, UK, pp 78–103
- Uezu A, Metzger JP, Vielliard JME (2005) Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biological Conservation* 123:507–519
- Vander Wall SB, Forget PM, Lambert JE, y Hulme, PE (2005) Seed fate pathways: Filling the gap between parent and offspring. En: Forget PM, Lambert JE, Hulme PE y SB

Vander Wall (eds) Seed Fate - Predation, Dispersal and Seedling Establishment.
CABI Publishing, CAB international, Wallingford, Oxfordshire, pp 1-8

Varela RO (2004) Frugivoría y dispersión de semillas por 13 especies de vertebrados del Chaco Salteño, Argentina. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina, 170 pp

Yabe RDS, Marques EJ, Marini MÁ (2010) Movements of birds among natural vegetation patches in the Pantanal, Brazil. *Bird Conservation International* 20:400–409

Wright, JS (2007) Seed dispersal in anthropogenic landscapes. En: Dennis AJ, Schupp EW, Green RJ y Westcott DA (eds) *Seed dispersal: Theory and its Application in a Changing World*. CABI, Wallingford, UK, pp 599-614

Zak MR (2008) Patrones espaciales de la vegetación de la provincia de Córdoba. Análisis complementario de información satelital y datos de campo. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina

Zak M, M Cabido, JG Hodgson (2004) Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biological Conservation* 120: 589–598

Capítulo 1

Ensamble de aves frugívoras y dispersoras de semillas en los fragmentos de bosque Chaqueño

Introducción

En paisajes fragmentados de bosque, la dispersión de semillas por aves y el reclutamiento posterior de las plántulas de las especies ornitócoras presentes en los fragmentos pueden estar afectados por cambios en la abundancia, composición y riqueza de especies de aves frugívoras (García et al. 2010). Asimismo, la supervivencia y regeneración de las especies de plantas que ofrecen frutos en los fragmentos puede influenciar sobre el mantenimiento y conservación de las especies de aves frugívoras (Howe 1984; García et al. 2010).

Existen numerosos estudios realizados en ambientes fragmentados tropicales y subtropicales donde se ha encontrado que la abundancia y riqueza de aves frugívoras disminuye en fragmentos de menor área (Cordeiro y Howe 2003; Uezu *et al.* 2005; Kirika *et al.* 2008). Si bien la abundancia de las aves frugívoras suele disminuir en fragmentos pequeños también se ha observado que algunas especies pueden aumentar su abundancia (Cordeiro y Howe 2003; Farwig *et al.* 2006). En especial, las aves frugívoras de gran tamaño y las especialistas de bosque son las que primero disminuyen su abundancia o incluso desaparecen en fragmentos pequeños ya que necesitan de grandes territorios para cubrir sus requerimientos de supervivencia y alimentación (Galetti y Pizo 1996; Cordeiro y Howe 2003; Uezu *et al.* 2005; Uriarte *et al.* 2011).

La riqueza de especies de aves frugívoras también suele disminuir en fragmentos de menor área, si bien esta tendencia puede variar según el ambiente fragmentado estudiado (Farwig et al. 2006; Kirika et al. 2008; Lehouck et al. 2009b; Rabello et al. 2010). Lehouck (2009b) encontró que los cambios en la riqueza y composición de especies dispersoras de

semillas en fragmentos de bosque tropical en Kenia no estuvieron relacionados con el área de los fragmentos y si se relacionaron al grado de disturbio de los mismos. A su vez, en un paisaje fragmentado de Mata Atlántica se observó que la riqueza de especies frugívoras no varió en relación al área y conectividad estructural de los fragmentos pero si la composición del ensamble de aves (Rabello et al. 2010). Las variaciones en la composición del ensamble de aves frugívoras en ambientes fragmentados pueden tener repercusiones importantes en la calidad y cantidad de semillas dispersadas (Luck y Daily 2003; Moran 2007; Lehouck *et al.* 2009b; Uriarte *et al.* 2011). Por ejemplo, en fragmentos pequeños pueden disminuir las especies de aves que son más efectivas como dispersoras de semillas (Lehouck et al. 2009b; Rabello et al. 2010).

Existen algunos estudios que relacionan la abundancia, ocurrencia y/o la composición del ensamble de aves frugívoras con medidas de conectividad estructural del paisaje fragmentado (Price *et al.* 1999; Cordeiro y Howe 2003; Uezu *et al.* 2005; Martensen *et al.* 2008; Rabello *et al.* 2010; Boscolo y Metzger 2011). La respuesta de las aves frugívoras a la conectividad estructural de los fragmentos o aislamiento parecería ser especie-específica, encontrándose desde especies que no modifican su abundancia hasta aquellas que directamente no se encuentran en fragmentos aislados (Price *et al.* 1999; Cordeiro y Howe 2003; Uezu *et al.* 2005; Rabello *et al.* 2010). En algunos sistemas fragmentados se ha encontrado que la ocurrencia, riqueza y abundancia de algunas especies de aves estaría más influenciada por el aislamiento de los fragmentos que por el área de los mismos (Martensen *et al.* 2008; Boscolo y Metzger 2011).

En Córdoba existen antecedentes sobre la dinámica de comunidades de aves en 24 fragmentos de bosque Chaqueño de diferentes áreas (0,6 a 280 hectáreas), y algunos de los fragmentos se encuentran en la misma área de muestreo estudiada (Dardanelli 2006). Dardanelli (2006) evaluó la relación entre la riqueza de aves con el área y el aislamiento de los fragmentos. La riqueza de especies de aves aumentó en fragmentos de mayor área y también se relacionó con la distancia al fragmento más cercano, pero estuvo más explicada por el área. Asimismo, determinó los requerimientos de área mínima (ocurrencia de especies en el 50% de los fragmentos de cada área) para las especies de bosque -dentro de las cuales se encuentran la mayoría de las especies de aves frugívoras- y los relacionó con características ecológicas de las mismas (Dardanelli 2006; Dardanelli *et al.* 2006). Las aves

de bosque tendrían un bajo requerimiento de área de aproximadamente 1 hectárea, lo que está sugiriendo una alta capacidad de adaptación de estas especies a los ambientes fragmentados (Dardanelli et al. 2006).

En los paisajes fragmentados de bosque Chaqueño de Córdoba aún no existen estudios enfocados en el ensamble de aves frugívoras y dispersoras de semillas como un todo y en los posibles cambios en su abundancia, riqueza y composición en los fragmentos. La existencia de cambios en la abundancia y riqueza de aves frugívoras podría modificar la cantidad de semillas dispersadas en los fragmentos repercutiendo en la regeneración de la comunidad de plantas ornitócoras en paisajes fragmentados Chaqueños. Por ejemplo, una menor riqueza de especies de aves que consumen sólo algunas especies de plantas o que son muy efectivas en la dispersión de semillas podrían ocasionar disminuciones en la cantidad y composición de semillas dispersadas (Hooper 2005; García y Martínez 2012). Finalmente, modificaciones en la composición de especies de aves frugívoras y dispersoras en los fragmentos podrían ocasionar cambios no sólo en la cantidad y calidad de dispersión sino también en la composición de la lluvia de semillas dispersadas.

En consecuencia, este capítulo se enfoca en la caracterización del ensamble de aves frugívoras y el subconjunto de dispersoras de semillas y de la comunidad de plantas ornitócoras de los fragmentos. En particular, se evalúa cómo difieren la abundancia relativa, riqueza y composición del ensamble de aves frugívoras y dispersoras en fragmentos de bosque Chaqueño de diferente área y conectividad estructural. Asimismo, se determinará la densidad y la oferta de frutos de las especies de plantas ornitócoras con el fin de caracterizar a cada fragmento, porque existen evidencias que las aves frugívoras no sólo responden a la configuración del paisaje fragmentado -i.e área y conectividad- sino también a parámetros de la vegetación asociados con la disponibilidad de frutos (Hasui *et al.* 2007; García *et al.* 2010; Uriarte *et al.* 2011, *pero ver* Lehouck *et al.* 2009).

El conocimiento del ensamble de aves frugívoras y dispersoras de semillas y de las posibles modificaciones de los patrones de abundancia, riqueza y composición en ambientes fragmentados de bosque Chaqueño es de suma importancia para comenzar a entender cómo se pueden establecer las interacciones planta-animal y el proceso de dispersión de semillas de la comunidad de plantas ornitócoras en agroecosistemas fragmentados.

Metodología

Densidad de especies de plantas ornitócoras y oferta de frutos maduros

Con el fin de caracterizar la comunidad de especies de plantas ornitócoras en los fragmentos durante la temporada de mayor fructificación 2008/09 (diciembre hasta abril; Galetto *datos no publicados*) se midió la densidad de individuos en los fragmentos en dos transectas paralelas de 12 m x 2 m a los lados de cada red de niebla (ver metodología de Ensamble de Aves) en donde se registró de cada especie la cantidad de individuos y la fenofase en que se encontraban (sin fruto, fruto verde, fruto maduro). Las especies fueron categorizadas en cuatro grupos según su forma de crecimiento (árboles, arbustos, enredaderas y hierbas) y se calculó la densidad total de individuos de las especies ornitócoras (individuos por m²). También se calculó la densidad de individuos con oferta de frutos maduros para cada categoría de forma de crecimiento y en total para cada fragmento. Se consideraron como especies de plantas ornitócoras a aquéllas con ofertas de frutos con endo- o mesocarpo carnosos, o semillas con arilo, de colores vivos (rojo, morado, fucsia, blanco, negro amarillo o naranja) y contrastantes con el follaje (Varela 2004).

Para los individuos con oferta de frutos se estimó visualmente la proporción de frutos maduros mediante la utilización de una escala semi-cuantitativa de 5 categorías (0-4) e intervalos de 25% entre cada categoría (Fournier 1974 *en* Bencke y Morelato 2002), que permite establecer la intensidad de oferta de frutos maduros de cada especie o grupo funcional (árboles, arbustos, hierbas y enredaderas). Estos valores de intensidad de fructificación obtenidos en el campo se utilizaron para calcular el Proporción de intensidad de Fournier (Fournier 1974 *en* Bencke y Morelato 2002) que consiste en la suma de los valores de intensidad obtenidos para todos los individuos de cada especie o grupo funcional dividido por el máximo valor posible (número de individuos multiplicado por cuatro).

Ensamble de aves

Durante la temporada de fructificación 2008/09 se colocaron 6 redes de niebla (12 m x 2,6 m, 36 mm de malla) por fragmento que fueron abiertas aproximadamente 7 horas por día durante las primeras horas de la mañana (4hs) y al atardecer (3hs). Las redes de niebla fueron abiertas en días sucesivos en un fragmento por vez. La cantidad de días de

apertura de las redes (horas/red) y su ubicación varió de acuerdo al área de los fragmentos (Tabla 1). Debajo de cada red se dispuso un nylon (12m x 1m) para colectar las heces y/o regurgitados de las aves frugívoras que fueron capturadas. Las redes fueron revisadas cada 15 minutos. Cada ave capturada, antes de ser liberada, se colocó en una bolsa de tela de algodón para ser identificada y marcada con anillos plásticos (1 color por fragmento) para determinar las recapturas y descontarlas en los cálculos de capturas en horas/red (Remsen y Good 1996).

Los datos de captura de las aves frugívoras y dispersoras fueron utilizados para calcular el número de capturas en 10 hs/red por fragmento. Se decidió utilizar el número de capturas en 10 hs/red como una estimación de la abundancia relativa de aves frugívoras y dispersoras en cada fragmento teniendo en cuenta sus ventajas y limitaciones (Remsen y Good 1996). Una ventaja del uso de redes de niebla es que son efectivas para capturar especies de aves que se encuentran en el estrato medio del bosque (hasta 2 o 3 metros de altura, Remsen y Good 1996). Precisamente, la altura del bosque Chaqueño que predomina en los fragmentos abarca desde 1,5 hasta los 3 metros. Asimismo, las redes de niebla fueron utilizadas con dos fines: para la caracterización del ensamble de aves en los fragmentos y para la obtención de las muestras de heces y regurgitados con semillas necesarios para la realización de los experimentos de germinación desarrollados en el Capítulo 4 de la Tesis. También, una ventaja de las redes de niebla en relación a los puntos de conteo es que se puede evitar el recuento de individuos y se minimiza el error en la identificación de especies (Karr 1981; 1990 *en* Remsen y Good 1996; Remsen y Good 1996). Finalmente, el uso de redes permite la realización de comparaciones del ensamble de aves entre sitios y diferentes estudios porque está menos influenciado por el sesgo del observador (Karr 1981, 1990 *en* Remsen y Good 1996; Remsen y Good 1996). Sin embargo, el uso de los datos obtenidos en las redes de niebla para estimar la abundancia relativa de aves tiene algunas limitaciones porque el número de capturas no sólo está determinado por la abundancia de las aves si no también por los patrones de movimiento (movimientos verticales, distancia y frecuencia de vuelo) y territorialidad de las diferentes especies de aves y otros factores como la estructura del hábitat donde son colocadas las redes, las diferentes ubicaciones de las mismas, entre otros (Karr 1981, 1990 *en* Remsen y Good 1996; Remsen y Good 1996; Arizaga *et al.* 2011).

Tabla 1. Cantidad de días de apertura de las redes de niebla y ubicación en cada fragmento de bosque Chaqueño.

Área del fragmento	Nº días de apertura de redes
0,73	2 ^a
1,38	2 ^a
4,14	3 ^a
5,28	3 ^a
13,65	2 + 2 = 4 ^b
15,11	2 + 2 = 4 ^b
2493,36	3 + 3 = 6 ^b

^a Las redes se distanciaron cada 100 metros cuando fue posible y se ubicaron desde el borde de cada fragmento perpendiculares a éste.

^b Las redes se distanciaron cada 100 metros en 2 transectas (3 ó 2 días consecutivos en cada una) realizadas desde el borde hacia el centro de cada fragmento. Las dos transectas se ubicaron bien distantes entre sí con el fin de abarcar una mayor variabilidad de ambientes dentro de los fragmentos.

Análisis estadísticos

Densidad de plantas ornitócoras y oferta de frutos maduros

Se usaron regresiones lineales simples para evaluar si la densidad de plantas ornitócoras total y de las tres categorías de formas de vida de las plantas (árboles, arbustos, herbáceas y enredaderas) se relacionan con el área de los fragmentos (transformada con $\log_{10}(x+1)$). También se usaron regresiones lineales simples para evaluar si la densidad de plantas ornitócoras con fruto y la proporción de intensidad de fructificación de Fournier se relacionan con el área de los fragmentos (transformada con $\log_{10}(x+1)$). Las variables que no cumplieron con los supuestos de normalidad de los residuos y homogeneidad de la varianza fueron transformadas con \log_{10} .

Abundancia relativa de aves

Se usaron modelos generales lineales mixtos (GLMs) para evaluar si la abundancia relativa de aves frugívoras y el subconjunto de dispersoras (\log_{10} capturas 10hs/red + 1) se relaciona con el área (transformada con $\log_{10}(x+1)$), conectividad estructural (índice Proximity) y densidad de plantas ornitócoras con oferta de frutos de los siete

fragmentos. Las variables que no cumplieron con los supuestos de normalidad de los residuos y homogeneidad de la varianza fueron transformadas con logaritmo₁₀. También se realizó otro modelo similar donde se reemplazó la densidad de plantas por la “proporción de intensidad de fructificación de Fournier” de los siete fragmentos y se mantuvieron las restantes variables. Estas variables fueron incorporadas al modelo como efectos fijos (no existió una correlación significativa entre las variables $R= 0,65$, $p=0,12$), y *sitio* fue incorporado como un efecto aleatorio porque existieron medidas repetidas en el tiempo - diferentes días de apertura de las redes en cada fragmento- que no son independientes.

Las variables “densidad de plantas ornitócoras con oferta de frutos” y “proporción de intensidad de fructificación de Fournier” fueron incorporadas en modelos separados como factores fijos ya que son diferentes indicadores de la oferta de frutos y podrían influenciar la abundancia de aves en los fragmentos. El ajuste de los modelos con cada una de estas variables fue comparado mediante la utilización del criterio de información de Akaike (AIC).

Se evaluó la significación de la estimación de los parámetros de los efectos fijos de los modelos con una prueba *t* que es más robusta que la prueba de verosimilitud cuando los tamaños muestrales son pequeños (Bolker *et al.* 2009). Los modelos lineares mixtos fueron ajustados con el método de máxima verosimilitud y realizados usando el paquete nlme (Pinheiro *et al.* 2013) en el programa R 2.15.2 (RDevelopment Core Team, 2012).

Riqueza de aves frugívoras

Se comparó la riqueza de aves frugívoras entre los fragmentos mediante la utilización de curvas de rarefacción dado que el número de individuos capturados en un fragmento puede influenciar el número de especies registradas. El método de rarefacción utiliza la teoría de probabilidades para calcular la riqueza esperada de especies y su varianza de un tamaño determinado de muestra (número de individuos), permitiendo estandarizar los tamaños de muestra de diferentes ensambles ecológicos. De esta manera, la rarefacción permite calcular la riqueza de especies para un número dado de individuos y comparar el número de especies encontradas en los fragmentos (Gotelli y Graves 1996; Gotelli y Colwell 2001). Para realizar el análisis de rarefacción se utilizó el programa EcoSim Version 7 (Gotelli y Entsminger 2006) que realiza simulaciones de Monte Carlo para generar curvas de rarefacción de la riqueza esperada de especies e intervalos de

confianza del 95% para cada fragmento. Las curvas de rarefacción fueron construidas basadas en 1000 iteraciones (Gotelli y Graves 1996; Gotelli y Colwell 2001).

Composición del ensamble de aves

Se caracterizó la composición del ensamble de aves frugívoras y dispersoras en cada fragmento mediante la realización de gráficos de rango-abundancia donde se representan las especies ordenadas de mayor a menor según su abundancia relativa (número de capturas en 10 hs/red). Las curvas de rango-abundancia permiten comparar gráficamente la forma de las curvas (equitatividad), la dominancia numérica (mayor abundancia relativa) y la secuencia de cada una de las especies que componen la comunidad sin perder su identidad (Feinsinger 2004; Vidaurre *et al.* 2006; Tálamo *et al.* 2009; Tálamo *et al.* 2013)

Para determinar si existe una variación en la composición de especies de aves frugívoras entre los fragmentos se realizó un análisis multivariado de ordenamiento y similitud, Nonmetric Multidimensional Scaling (NMS). NMS es un análisis de ordenamiento no paramétrico que utiliza rangos de distancias (i.e niveles de similitud o disimilitud) entre unidades de muestreo para describir la relación entre las muestras (Legendre y Legendre 1998; McCune y Mefford 1999; Clarke y Warwick 2001; McCune y Grace 2002).

Para realizar el análisis de NMS se utilizó el número de capturas de cada especie de aves registrada en 10 horas/red (abundancia relativa) por cada día de apertura de las redes de niebla en los siete fragmentos. Debido a la presencia de numerosos ceros en la base de datos se trabajó con la variable transformada con $\log_{10}(\text{abundancia relativa} + 1)$ (Kenkel 2006).

Los análisis de NMS fueron realizados utilizando distancias de disimilitud de Bray Curtis y 999 permutaciones dentro del paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2013) en el programa R 2.15.2 (RDevelopment Core Team, 2012).

Resultados

Densidad de plantas ornitócoras y oferta de frutos maduros

En los siete fragmentos de bosque Chaqueño muestreados durante la temporada de fructificación 2008/09 se registraron 27 especies de plantas ornitócoras que fueron separadas en tres categorías según su forma de vida (para más detalles ver en Apéndice II,

Tabla 1). La mayoría de las especies nativas presentó frutos maduros durante la temporada de muestreo, con excepción de dos especies arbóreas que perdieron los frutos durante una tormenta con piedras (*Zanthoxylum coco*) o no fructificaron durante la temporada muestreada (*Lithraea molleoides*).

La densidad total de plantas ornitócoras no estuvo relacionada con el área de los fragmentos ($R^2_{\text{ajustado}}=0,00$ $p=0,80$). La densidad de árboles, arbustos, herbáceas y enredaderas tampoco se relacionó con el área de los fragmentos (densidad de árboles: $R^2_{\text{ajustado}}=0,28$, $p=0,127$, densidad de arbustos: $R^2_{\text{ajustado}}=0,00$, $p=0,43$, densidad de herbáceas y enredaderas: $R^2_{\text{ajustado}}=0,34$, $p=0,09$).

Durante el período de muestreo existió una baja densidad de individuos con oferta de frutos maduros en todos los fragmentos (para detalles sobre las especies arbóreas, arbustivas, herbáceas y enredaderas ver Figura 1 en Anexo II). La densidad total de plantas ornitócoras con frutos maduros no estuvo relacionada con el área de los fragmentos ($R^2_{\text{ajustado}}=0,04$, $p=0,67$).

La proporción de intensidad de fructificación de Fournier tampoco estuvo relacionada con el área de los fragmentos ($R^2_{\text{ajustado}}=0,001$, $p=0,36$, para más detalles sobre la intensidad de fructificación de las especies arbóreas, arbustivas, herbáceas y enredaderas ver Figura 2 en Anexo II).

Ensamble de aves frugívoras y dispersoras

Durante la temporada de muestreo 2009, se realizó un esfuerzo de muestreo de 1023 horas/red, donde se capturaron 154 individuos de 20 especies frugívoras. Dentro de las especies frugívoras, 12 fueron dispersoras de semillas (para más detalles ver Tabla 2 en Apéndice II).

Abundancia relativa

La abundancia relativa de aves frugívoras y del subconjunto de dispersoras (capturas en 10 horas/red) no estuvo relacionada con el área de los fragmentos, ni con la conectividad estructural, y tampoco con la densidad de plantas ornitócoras con oferta de frutos en los mismos. Sólo se observó una tendencia positiva marginalmente significativa estadísticamente ($p=0,07$) entre la abundancia relativa de aves frugívoras y la conectividad estructural de los fragmentos (Tabla 2, Figura 1). Se obtuvieron resultados similares cuando se incluyó en el modelo mixto la proporción de intensidad de fructificación de Fournier en

reemplazo de la densidad de plantas ornitócoras con oferta de frutos. El modelo mejor ajustado fue el que incluyó la proporción de intensidad de fructificación de Fournier en vez de la densidad de plantas ornitócoras (menor AIC, Tabla 2).

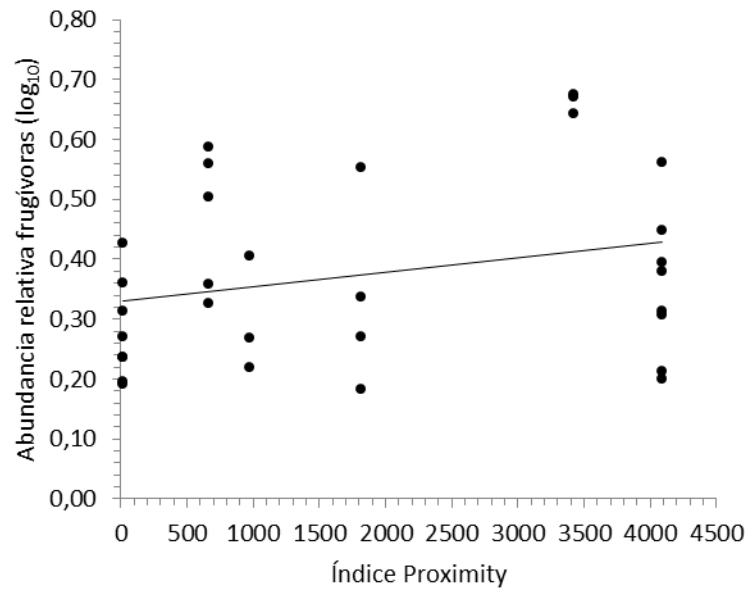


Figura 1. Relación entre la conectividad estructural de los fragmentos de bosque Chaqueño (índice Proximity calculado con un radio de 200 metros, un valor mayor indica mayor conectividad estructural) y la abundancia relativa de aves frugívoras(log₁₀ capturas en 10hs/red). Aunque se hicieron modelos lineales mixtos generales (Ver metodología), la línea de tendencia de mínimos cuadrados es mostrada para ilustrar la dirección de la relación marginalmente significativa (p=0,07). Cada punto corresponde a diferentes días de apertura de las redes de niebla en cada fragmento.

Tabla 2. Resultados de los modelos generales lineales mixtos de la relación entre abundancia relativa de aves frugívoras y dispersoras con el área de los fragmentos, conectividad estructural (índice Proximity), densidad de plantas ornitócoras con oferta de frutos, y de los siete fragmentos de bosque Chaqueño. En negrita se resalta la variable que poseen una relación marginalmente significativa.

AIC	Variable de Respuesta	Efectos Fijos	Estimación ± ES	g.l.	t-valor	p*
-30,487	Abundancia relativa de frugívoras ^a	Intercepción	0,506±0,113	24	4,486	0,0002
		Índice Proximity	0,0001±0,00003	3	2,758	0,070
		Área del fragmento ^b	-0,074±0,0428	3	-1,721	0,183
		Densidad de plantas con fruto ^c	-0,479± 0,311	3	-1,541	0,221
-28,311	Abundancia relativa de frugívoras ^a	Intercepción	0,369±0,094	24	3,930	0,0006
		Índice Proximity	0,00007±0,00004	3	2,078	0,129
		Área del fragmento ^b	-0,068±0,051	3	-1,325	0,277
		Proporción de intensidad ^d	-0,109± 0,348	3	-0,315	0,772

Tabla 2. Continuación.

AIC	Variable de Respuesta	Efectos Fijos	Estimación ± ES	g.l.	t-valor	p*
-26,934	Abundancia relativa de dispersoras ^a	Intercepción	0,319± 0,095	24	3,368	0,002
		Índice Proximity	0,00006± 0,00003	3	2,299	0,105
		Área del fragmento ^b	-0,025±0,035	3	-0,734	0,516
		Densidad de plantas con fruto ^c	-0,419±0,268	3	-1,568	0,214
-24,643	Abundancia relativa de dispersoras ^a	Intercepción	0,199±0,079	24	2,534	0,018
		Índice Proximity	0,00005±0,00003	3	1,659	0,195
		Área del fragmento ^b	-0,019±0,042	3	-0,469	0,670
		Proporción de intensidad ^d	-0,096±0,289	3	-0,332	0,762

*p < 0.05 indica diferencias significativas

^a Logaritmo₁₀ (x+1) de la abundancia relativa de frugívoros (capturas en 10 horas red)

^b Logaritmo₁₀ (x+1) del área de los fragmentos (hectáreas)

^c Densidad de plantas ornitócoras con oferta de frutos (individuos/m²)

^d Proporción de intensidad de fructificación de Fournier. Para más detalles de su cálculo ver en metodología

Riqueza del ensamble de aves frugívoras

La riqueza de especies de aves frugívoras capturadas fue aumentando a medida que aumentó el área del fragmento (Tabla 2 en Apéndice II). Como la riqueza es una medida dependiente de la abundancia de aves y del esfuerzo de muestreo, se comparó la riqueza esperada de aves frugívoras entre fragmentos que fue calculada con el método de rarefacción. La riqueza esperada de aves fue similar entre los fragmentos ya que los intervalos de confianza de las curvas de rarefacción obtenidas se superpusieron (Figura 2). Salvo en algunas excepciones, como el fragmento de menor área y conectividad estructural (ChT, Figura 2) que presentó una riqueza esperada de especies significativamente menor en comparación con tres fragmentos de mayor área y conectividad (CT, GC y MC, Figura 2). Asimismo, uno de los fragmentos de área media pero de alta conectividad estructural (MT) presentó una riqueza significativamente menor a un fragmento de mayor área pero de menor conectividad (GC).

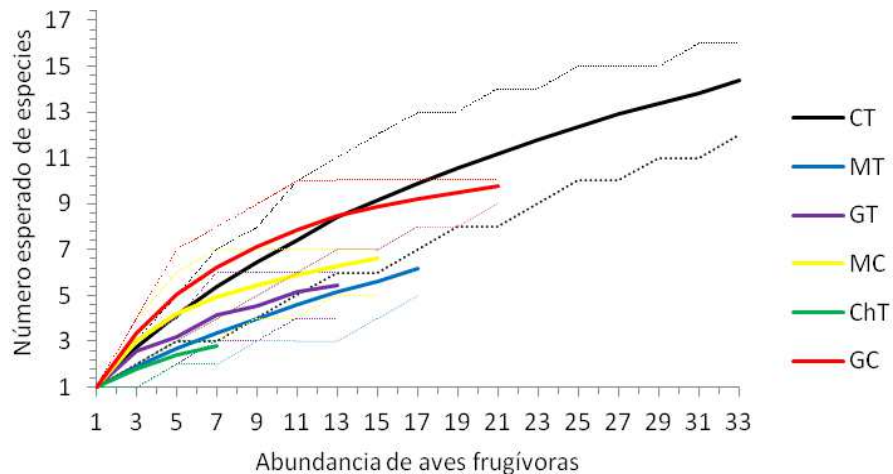


Figura 2. Curvas de rarefacción de las especies de aves frugívoras que muestran el número esperado de especies de aves frugívoras en relación al número de capturas en las redes de niebla (abundancia de aves frugívoras) en cada fragmento de bosque Chaqueño (salvo el fragmento de 1,38 ha -CC- en donde no se pudo realizar el análisis de rarefacción por el tipo de distribución de los datos). La comparación entre fragmentos se realizó en $n=6$, la menor abundancia registrada. Área de los fragmentos (ha) e índice Proximity de conectividad estructural: ChT: 0,73 ha, 15,47; CC: 1,38 ha, 973,92; MC: 4,14 ha, 1811,75; MT: 5,28 ha, 3419,68; GC: 13,65 ha, 661,67; GT: 15,11 ha, 18,86; CT: 2493,36 ha, 4086,61.

Composición del ensamble de aves frugívoras y dispersoras

En los fragmentos de áreas medias (Figura 3.4 y 3.5) y en el de mayor área (Figura 3.7) se encontró una composición de especies de aves frugívoras más equitativa. Los restantes fragmentos se caracterizaron por ser menos equitativos, es decir por presentar dominancia (mayor número de capturas en 10 hs/red) de una o dos especies que fueron variando en su identidad. En los fragmentos de menor área las especies con mayor dominancia fueron frugívoros que ocasionalmente pueden dispersar semillas como el Sietevestidos (*Poospiza nigrorufa*) y el Brasita de fuego (*Coryphospingus cucullatus*) (Figura 3.2 y 3.3). En cambio, en los fragmentos mayores la dominancia fue de aves dispersoras como el Pepitero de Collar (*Saltator aurantirostris*) y el Fío fío pico corto (*Elaenia parvirostris*) (Figura 3.5 a 3.7).

Cabe destacar que a medida que aumentó el área del fragmento comenzaron a aparecer nuevas especies de aves dispersoras, como el Fío fío pico corto que fue más capturado en fragmentos mayores (Figura 3.5 y 3.7).

En el fragmento de mayor área se registraron cinco especies dispersoras y tres especies frugívoras que fueron más capturadas (Figura 3.7).

En los dos fragmentos con mayor conectividad estructural se encontró una composición de aves más equitativa (Figura 3.4 y 3.7). Aunque también en un fragmento de conectividad estructural media la composición de aves frugívoras también fue equitativa (Figura 3.5).

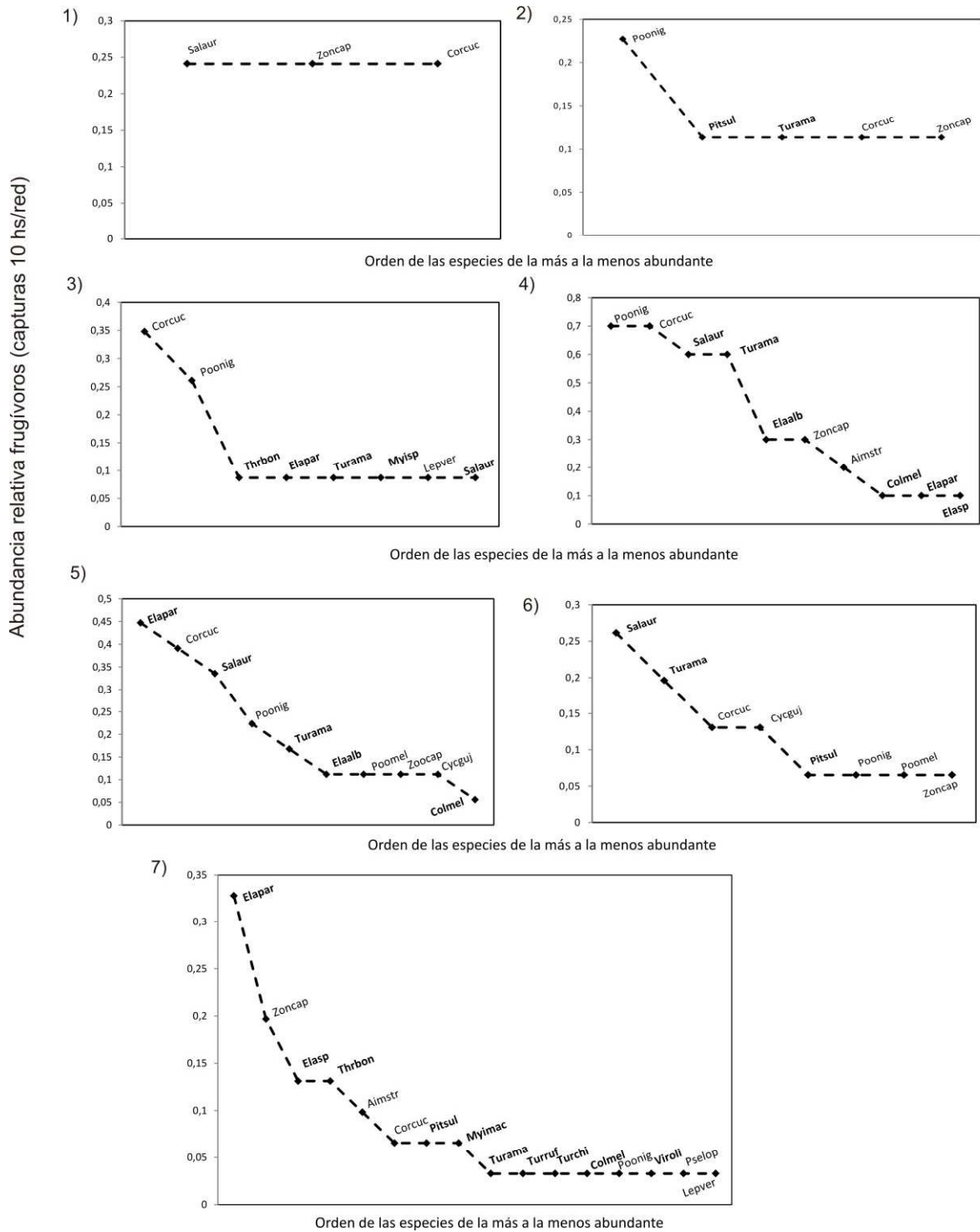


Figura 3. Curvas rango-abundancia (abundancia relativa medida como capturas en 10hs/red) de la composición del ensamble de aves frugívoras en los siete fragmentos de bosque Chaqueño, ordenados de menor a mayor según su área (ha) e índice Proximity de conectividad estructural: 1) 0,73 ha, 15,47; 2) 1,38 ha, 973,92; 3) 4,14 ha, 1811,75; 4) 5,28 ha, 3419,68; 5) 13,65 ha, 661,67; 6) 15,11 ha; 18,86 7) 2493,36 ha, 4086,61. En **negrita** se destacan las especies dispersoras: **Aimstr:** *Aimophila strigiceps*, **Colmel:** *Colaptes melanochloros*, **Corcuc:** *Coryphospingus cucullatus*, **Cyeguj:** *Cyclarhis gujanensis*, **Elaalb:** *Elaenia albiceps*, **Elapar:** *Elaenia parvirostris*, **Elasp:** *Elaenia spp.*, **Lepver:** *Leptotila verreauxi*, **Myimac:** *Myiodynastes maculatus*, **Myisp:** *Myiarchus sp.*, **Pitsul:** *Pitangus sulphuratus*, **Poomel:** *Poospiza melanoleuca*, **Poonig:** *Poospiza nigrorufa*, **Pselop:** *Pseudoseisura lophotes*, **Salaur:** *Saltator aurantiirostris*, **Thrbon:** *Thraupis bonariensis*, **Turama:** *Turdus amaurochalinus*, **Turchi:** *Turdus chiguanco*, **Turruf:** *Turdus rufiventris*, **Tursp:** *Turdus spp.*, **Virol:** *Vireo olivaceus*, **Zoncap:** *Zonotrichia capensis*.

En el análisis de ordenamiento (NMS) realizado para evaluar si existen cambios en la composición de especies entre fragmentos se obtuvo un stress de 0,166 luego de 318 permutaciones. El gráfico de ordenamiento obtenido indica que no habría una variación en la composición de especies de aves frugívoras entre los fragmentos de bosque Chaqueño (Figura 4). Si bien algunas especies de aves dispersoras, como el Naranjero (*Thraupis bonariensis*), Fíos (*Elaenia* sp), el Chiví común (*Vireo olivaceus*) y el Zorzal chiguanco (*Turdus chiguanco*) se asociaron con el fragmento de mayor área (CT) y el Zorzal chalcharero (*Turdus amaurochalinus*) se asoció a un fragmento de tamaño grande (GT).

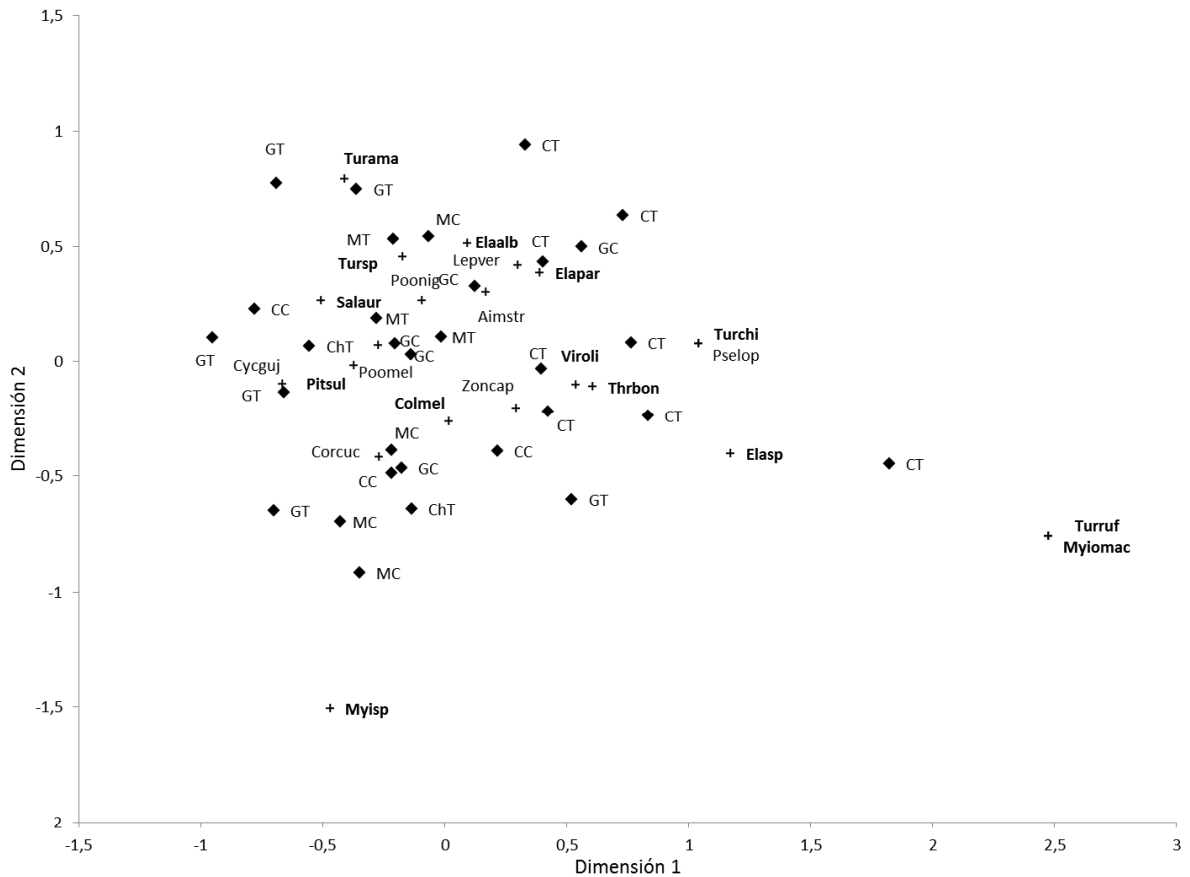


Figura 4. Análisis de ordenamiento Non-Multidimensional Scaling (NMS) basado en la abundancia relativa (número de individuos en 10 hs/red) de las especies de aves frugívoras por día de apertura de redes de niebla en los siete fragmentos de bosque Chaqueño. Los rombos representan los días de apertura de las redes de niebla en cada fragmento. Área de los fragmentos (ha) e índice Proximity de conectividad estructural: ChT: 0,73 ha, 15,47; CC: 1,38 ha, 973,92; MC: 4,14 ha, 1811,75; MT: 5,28 ha, 3419,68; GC: 13,65 ha, 661,67; GT: 15,11 ha, 18,86; CT: 2493,36 ha, 4086,61. Las cruces representan las especies de aves frugívoras. En **negrita** se destacan las especies dispersoras: **Aimstr:** *Aimophila strigiceps*, **Colmel:** *Colaptes melanochloros*, **Corcuc:** *Coryphospingus cucullatus*, **Cycguj:** *Cyclarhis gujanensis*, **Elaalb:** *Elaenia albiceps*, **Elapar:** *Elaenia parvirostris*, **Elasp:** *Elaenia sp.*, **Lepver:** *Leptotila verreauxi*, **Myiomac:** *Myiodynastes maculatus*, **Myisp:** *Myiarchus sp.*, **Pitsul:** *Pitangus sulphuratus*, **Poomel:** *Poospiza melanoleuca*, **Poonig:** *Poospiza nigrorufa*, **Pselop:** *Pseudoseisura lophotes*, **Salaur:** *Saltator aurantirostris*, **Thrbon:** *Thraupis bonariensis*, **Turama:** *Turdus amaurochalinus*, **Turchi:** *Turdus chiguanco*, **Turruf:** *Turdus rufiventris*, **Tursp:** *Turdus sp.*, **Viroli:** *Vireo olivaceus*, **Zoncap:** *Zonotrichia capensis*.

Discusión

Abundancia relativa de aves frugívoras y dispersoras

La abundancia relativa de aves frugívoras y el subconjunto de dispersoras de semillas (capturas en 10 hs/red) no estuvo relacionada con el área de los fragmentos ni con la conectividad estructural y tampoco con las variables indicadoras de la oferta de frutos en los fragmentos de bosque Chaqueño (i.e. densidad de plantas ornitócoras con oferta de frutos e intensidad de fructificación).

Sin embargo, se observó una tendencia positiva entre la abundancia relativa de las aves frugívoras y la conectividad estructural de los fragmentos, aunque los resultados fueron no significativos estadísticamente (i.e. marginalmente significativo). Graham y Blake (2001) encontraron para un conjunto de aves -incluyendo tanto las frugívoras como las demás especies- de fragmentos de bosque tropical que fueron más abundantes en fragmentos que estuvieron rodeados por mayores porcentajes de vegetación arbórea, es decir más conectados. Posiblemente la tendencia observada entre la abundancia de aves frugívoras y los fragmentos chaqueños más conectados estructuralmente se deba a que la configuración de los mismos podría estar favoreciendo el movimiento de aves entre fragmentos (Lloyd *et al.* 2005; Lees y Peres 2009; Yabe *et al.* 2010). Asimismo, la falta de una relación entre la abundancia de las aves con el área de los fragmentos sugiere que hay movimiento de individuos entre los fragmentos. El conjunto de fragmentos -i.e. fragmentos vecinos más cercanos y de similares áreas al fragmento estudiado- podrían estar manteniendo una meta-comunidad de aves frugívoras y dispersoras donde los recursos para alimentarse, nidificar y otras actividades vitales puedan estar distribuidos entre varios fragmentos de bosque reduciendo la influencia del área de cada fragmento (Willson 1992; Leibold *et al.* 2004; Martensen *et al.* 2008).

A diferencia de los resultados obtenidos en los fragmentos bosque chaqueños estudiados, en ambientes fragmentados tropicales se ha encontrado que la abundancia de las aves frugívoras y dispersoras suele disminuir en fragmentos de menor área (Cordeiro y Howe 2003; Uezu *et al.* 2005; Rabello *et al.* 2010). Estas diferencias podrían deberse a distintos atributos de las especies de aves presentes en los dos tipos de ambientes como su tamaño, dependencia del bosque y grado de frugivoría (Cordeiro y Howe 2003; Moran 2007; Lehouck *et al.* 2009b; Schleuning *et al.* 2011). En cambio, la mayoría de las especies

de aves chaqueñas frugívoras y dispersoras de semillas presentan una serie de características como un tamaño corporal medio a chico, dieta omnívora y capacidad de utilizar diferentes tipos de hábitat, que podrían facilitar el mantenimiento de sus poblaciones en ambientes fragmentados. Precisamente, Cordeiro y Howe (2003) encontraron que aves que usan el bosque secundario, generalistas de hábitat aumentan o no modifican su abundancia en fragmentos de menor área.

Las diferencias entre los resultados obtenidos y los hallados en otros ambientes fragmentados también podrían deberse a la utilización de distintos métodos de muestreo de aves que pueden modificar la estimación de la abundancia de aves (Remsen y Good 1996; Derlindati y Caziani 2005; Arizaga *et al.* 2011). En la mayoría de los estudios se realizaron puntos de conteo u observaciones focales en árboles con oferta de frutos (Cordeiro y Howe 2003; Uezu *et al.* 2005; Moran 2007; Lehouck *et al.* 2009b; Rabello *et al.* 2010), a diferencia de este trabajo en donde se utilizó la tasa de captura (capturas en 10 hs/red) en las redes de niebla como una estimación de la abundancia de aves frugívoras en los fragmentos.

La abundancia de aves frugívoras y dispersoras chaqueñas tampoco estuvo relacionada con la densidad de plantas ornitócoras con oferta de frutos maduros en los fragmentos ni con el porcentaje de intensidad de fructificación de Fournier. Cabe destacar que durante la temporada de muestreo la densidad de plantas ornitócoras con oferta de frutos maduros fue baja y la intensidad de fructificación medida en las transectas no fue mayor al 30%, lo que estaría mostrando que la oferta de frutos en los fragmentos no fue muy abundante. Esto podría deberse a que durante la temporada de muestreo hubieron tormentas de piedra que derrumbaron los frutos de varias especies ornitócoras. A diferencia de este estudio, en otros trabajos se encontró que la abundancia de aves frugívoras si se relacionó con la disponibilidad de frutos en los fragmentos (García *et al.* 2010; Uriarte *et al.* 2011). Aunque también se ha observado que la densidad de aves frugívoras no necesariamente está asociada a la oferta de frutos (Lehouck *et al.* 2009a). La abundancia de las aves podría estar más asociada a otras variables de la vegetación de los fragmentos medidas a una mayor escala espacial que sean más acordes a la escala de percepción de las aves, como la cobertura o estructura de la vegetación de los fragmentos (Pejchar *et al.* 2008; García *et al.* 2010). Por ejemplo, García *et al.* (2010) encontró que la abundancia de

aves no sólo se relacionó a la oferta de frutos en los fragmentos sino también a la cobertura de la vegetación en los mismos.

Riqueza de aves frugívoras y dispersoras

La riqueza de especies de aves frugívoras fue aumentando a medida que aumentó el área del fragmento. Sin embargo, la riqueza esperada no varió entre la mayoría de los fragmentos. Salvo en uno de los fragmentos de menor área y menor conectividad estructural (0,73ha) donde la riqueza esperada fue menor en comparación con tres fragmentos mayores de diferentes áreas (4, 15, 2500 hectáreas respectivamente). Estos resultados son similares a los encontrados por Sánchez Hümöller (2009) en fragmentos de diferente área de Córdoba para las especies de aves consumidoras del Tala (*Celtis ehrenbergiana*). Sin embargo, Dardanelli (2006) encontró resultados diferentes, la riqueza de aves total aumentó con el área del fragmento y la distancia al fragmento más cercano. Cabe destacar que su estudio fue realizado con mayor cantidad de fragmentos y considerando la riqueza total de especies y no sólo las frugívoras.

A diferencia de los resultados obtenidos en este trabajo, en ambientes fragmentados de bosque tropical de África se ha encontrado que la riqueza de aves frugívoras disminuye en los fragmentos de menor área en comparación con fragmentos mayores o sitios continuos de bosque (Farwig *et al.* 2006; Kirika *et al.* 2008; Lehouck *et al.* 2009b). Sin embargo, en esos ambientes fragmentados aún no existen estudios enfocados en la comparación de la riqueza de aves frugívoras y dispersoras entre fragmentos de diferentes áreas y conectividad estructural.

Es importante tener en cuenta que la identidad de las especies y sus cualidades como dispersoras de semillas a veces es más relevante que la riqueza. Por ejemplo, se ha observado que la riqueza y abundancia de las aves que son dispersoras efectivas de semillas disminuye en fragmentos de menor área (Lehouck *et al.* 2009b; Rabello *et al.* 2010). Por lo tanto, a continuación se discutirán los resultados de la composición del ensamble de aves frugívoras en los fragmentos.

Composición del ensamble de aves frugívoras y dispersoras

La mayoría de las aves frugívoras y el subconjunto de especies dispersoras de semillas registradas en los fragmentos coinciden con las encontradas en otros fragmentos de bosque Chaqueño de Córdoba (Dardanelli y Nores 2001). El ensamble de aves está

compuesto por especies que incluyen diferente proporción de frutos en su dieta y con un tamaño corporal medio a pequeño. La Charata (*Ortalis canicollis*) es la única especie de ave dispersora de mayor tamaño que ha sido registrada ocasionalmente en los fragmentos pero no se pudo cuantificar su abundancia debido a la metodología de muestreo utilizada. También es importante destacar que dentro del subconjunto de aves dispersoras de semillas se encuentran algunas especies que son migratorias (*Elaenia albiceps*, *Vireo olivaceus*, *Myiodynastes maculatus*) y su llegada coincide con la temporada de mayor fructificación de las especies de plantas Chaqueñas (Codesido y Bilenca 2004; Pizo 2007). En otros ambientes fragmentados de bosques subtropicales y tropicales también se ha encontrado que las aves frugívoras predominantes numéricamente son especies de tamaño medio a pequeño como *Elaenia* spp., *Turdus* spp. y *Thraupis* spp. (Pizo 2007).

Si bien los resultados del análisis de ordenamiento indicaron que no habría una variación en la composición de especies de aves frugívoras entre los fragmentos seleccionados, se encontraron algunas tendencias interesantes sobre la identidad de las aves frugívoras y el subconjunto de dispersoras de semillas que serán discutidas a continuación.

En los fragmentos pequeños se registraron menos especies de aves y la mayoría fueron frugívoras. En los fragmentos de mayor área se capturaron más especies de aves dispersoras de semillas y la tasa de capturas de algunas fue aumentando a medida que aumentó el área del fragmento. Asimismo, la identidad de las especies dispersoras de semillas varió en cada fragmento. Por ejemplo, el Zorzal chalcharero fue capturado en la mayoría de los fragmentos pero en una baja tasa de captura. Las dos especies de Fíos fueron registradas en los fragmentos de mayor área aunque no fueron capturadas en los dos fragmentos pequeños y en un fragmento de mayor área (aprox. 15 ha) pero de baja conectividad estructural. En particular, *E. parvirostris* presentó una mayor dominancia en los fragmentos de mayor área. Sin embargo, Dardanelli (2006) encontró que el Zorzal chalcharero y el Fío fío pico corto (*E. parvirostris*) fueron frecuentes en fragmentos de bosque Chaqueño de Córdoba de diferentes áreas, incluso en aquéllos de una hectárea. Posiblemente, las diferencias encontradas se deban a los métodos de muestreo utilizados, ya que Dardanelli realizó observaciones e identificación de las aves por su vocalización que pueden ser más apropiadas para detectar la presencia de especies que las redes de niebla (Derlindati y Caziani 2005). En otros ambientes conservados y degradados de bosque

Chaqueño, el Zorzal chalcharero y el Fío fío pico corto suelen ser las aves dispersoras más frecuentes (Caziani 1996; Codesido y Bilenca 2004). Ambas especies son consideradas importantes dispersoras de semillas debido a su abundancia, forma de manipulación de los frutos y alta proporción de frutos en la dieta (Caziani 1996; Codesido y Bilenca 2004; Pizo 2007; Rabello *et al.* 2010; Magrach *et al.* 2012).

El Pepitero de Collar fue capturado en la mayoría de los fragmentos y también presentó una mayor dominancia en fragmentos de mayor área. Esta especie es también un importante consumidor de frutos en el bosque Chaqueño (Beltzer *et al.* 1999; Sánchez Hümöller 2006; De la Peña 2011), aunque aún se discute su capacidad de dispersión ya que podría romper algunas semillas durante su paso por el tracto digestivo (Caziani 1996). El Benteveo (*Pitangus sulphuratus*) y el Carpintero Real (*Colaptes melanochloros*) fueron capturados sólo en algunos fragmentos y presentaron bajas tasas de captura. Ambas especies son también dispersoras de semillas importantes en otros ambientes Chaqueños y en ambientes fragmentados de bosques tropicales (Pizo 2007; De la Peña 2011). Estas aves suelen frecuentar los estratos altos del bosque y presentan un tamaño corporal medio a grande, y posiblemente las redes de niebla no sean tan eficientes para capturar especies con estas características (Remsen y Good 1996; Derlindati y Caziani 2005).

Finalmente, el Chiví común (*Vireo olivaceus*), el Benteveo rayado (*Myiodynastes maculatus*), el Naranjero (*Thraupis bonariensis*) y el Zorzal chiguanco (*Turdus chiguanco*), que también son importantes dispersores de semillas en bosques Chaqueños conservados (Caziani 1996, Casenave *et al.* 1998), sólo se encontraron en el fragmento de mayor área. Estas aves son frecuentes tanto en fragmentos de bosque Chaqueño de Córdoba como en otros bosques tropicales fragmentados (Dardanelli 2006; Pizo 2007; Sánchez Hümöller 2009). Nuevamente, las redes de niebla probablemente no sean tan efectivas para capturarlas ya que son especies que suelen usar el estrato medio a alto del bosque (De la Peña 2011).

Es importante considerar que las comparaciones realizadas entre especies y dentro de la misma especie dentro y entre los diferentes fragmentos deben ser tomadas con cautela debido a las limitaciones que presenta el uso de las capturas de aves para estimar abundancia relativa (Remsen y Good 1996). Las diferencias en la tasa de captura de aves entre los fragmentos pueden indicar cambios en la abundancia relativa de las aves, pero

muchas veces, reflejan simplemente cambios en la actividad de las aves y no en su abundancia (Derlindati y Caziani 2005; Blake y Rouges 1997). Sin embargo, es sumamente difícil separar estos efectos ya que se conoce muy poco del comportamiento de cada especie de ave (Remsen y Good 1996).

La composición del ensamble de aves frugívoras en otros bosques fragmentados puede modificarse según el área de los fragmentos (Lehouck *et al.* 2009b; Rabello *et al.* 2010). Por ejemplo, en fragmentos de menor área suelen disminuir las especies de aves que son más efectivas como dispersoras de semillas (Moran 2007; Lehouck *et al.* 2009b; Rabello *et al.* 2010). En los fragmentos pequeños de bosque Chaqueño habría un predominio de especies frugívoras que consumen frutos pero ocasionalmente dispersan semillas y las especies que frecuentemente dispersan semillas aumentarían en fragmentos de mayor área. Estas variaciones en la proporción de especies frugívoras y dispersoras entre los fragmentos podrían tener repercusiones importantes en la calidad y cantidad de semillas dispersadas (Luck y Daily 2003; Moran 2007; Lehouck *et al.* 2009b; Uriarte *et al.* 2011). Sería importante tener información sobre la efectividad de dispersión de cada especie de ave para poder evaluar las consecuencias sobre la dispersión de semillas que pueden tener los cambios en la composición del ensamble de aves entre los fragmentos chaqueños (Luck y Daily 2003).

Consideraciones generales

Es importante considerar que los resultados obtenidos en este Capítulo podrían complementarse con el uso de otra metodología de muestreo de aves como los puntos de conteo para tener una mejor aproximación de las características del ensamble de aves frugívoras presente en cada fragmento y en especial de la abundancia relativa de las especies de aves (Remsen y Good 1996; Derlindati y Caziani 2005; Arizaga *et al.* 2011), ya que se escucharon y observaron algunas especies que no fueron capturadas con las redes de niebla. Las redes son una herramienta valiosa para muestrear aves, sin embargo, su uso para la estimación de la abundancia relativa de las mismas suele ser controversial (Remsen y Good 1996). En general, las diferencias en las tasas de captura no sólo reflejan cambios en la abundancia de las aves si no también podrían representar cambios en su actividad y/o comportamiento (Loiselle y Blake 1991; Blake y Rouges 1997). En este trabajo se decidió

utilizar esta metodología considerando sus ventajas y limitaciones. En especial, la captura de las aves no sólo sirvió para caracterizar el ensamble de aves en los fragmentos si no que también permitió la colecta de sus heces y regurgitados con semillas que contribuyeron aumentar el conocimiento sobre la dieta de cada especie y la clasificación de las mismas como frugívoras o dispersoras. Asimismo, las muestras con semillas colectadas fueron utilizadas en los experimentos de germinación desarrollados en el Capítulo 4.

Para futuros estudios sería importante aumentar el esfuerzo de muestreo de las redes de niebla por fragmento e incluso distribuir las campañas de muestreo durante todo el año, y complementar estos resultados con muestreos en puntos de conteo. También, sería interesante tener en cuenta escalas espaciales mayores para incluir tanto más fragmentos de distintas áreas y conectividades estructurales como paisajes fragmentados con diferentes configuraciones, porque posiblemente las aves también estén respondiendo a estas escalas mayores (Price *et al.* 1999).

Implicancias para la dispersión de semillas

En los fragmentos de bosque Chaqueño se encontró que la abundancia del ensamble de aves frugívoras y el subconjunto de dispersoras de semillas no sería influenciada por el área ni por la conectividad estructural de los fragmentos, y tampoco por la oferta de frutos en los mismos.

Los resultados obtenidos sugieren que el ensamble de aves frugívoras y el subconjunto de dispersoras de semillas están utilizando un conjunto de fragmentos cercanos para su supervivencia. Las aves podrían estar rastreando la disponibilidad de frutos a una escala mayor que involucre varios fragmentos. Se propone que el conjunto de fragmentos está manteniendo una meta-comunidad de aves donde los recursos para alimentarse, nidificar y otras actividades vitales puedan estar distribuidos entre varios fragmentos de bosque reduciendo la influencia del área de cada fragmento (Willson 1992; Leibold *et al.* 2004; Martensen *et al.* 2008). Recientemente se ha encontrado que la ocurrencia, abundancia y riqueza de las especies de aves en los fragmentos estaría explicada por la capacidad de movimiento de las mismas entre fragmentos (Lens *et al.* 2002; Awade y Metzger 2008; Lees y Peres 2009) y que las especies frugívoras pueden desplazarse entre fragmentos de bosque conectándolos funcionalmente con su movimiento y facilitando el proceso de dispersión de semillas (Pizo y Santos 2011; Magrach *et al.* 2012). Por ello, en el

capítulo siguiente se evaluará si las aves frugívoras y dispersoras chaqueñas consiguen desplazarse entre los fragmentos y cómo son los patrones de movimiento en el paisaje fragmentado.

Asimismo, se observaron cambios en la identidad de las especies capturadas de aves frugívoras y dispersoras de semillas entre los fragmentos, lo que podría tener implicancias en la calidad de la dispersión y en la composición de la lluvia de semillas dispersadas dentro de cada fragmento. Precisamente, la abundancia y composición de la lluvia de semillas dispersadas en los fragmentos será abordada en el Capítulo 3 de esta Tesis.

Bibliografía

- Arizaga J, Deán J, Vilches A, Alonso D (2011) Monitoring communities of small birds : a comparison between mist-netting and counting. *Bird Study* 58:291–301
- Awade M, Metzger JP (2008) Using gap-crossing capacity to evaluate functional connectivity of two Atlantic rainforest birds and their response to fragmentation. *Austral Ecology* 33:863–871
- Bencke CSC, Morellato LPC (2002) Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica*, 25: 269-275
- Beltzer AH, Comini B, Latino S, Quiroga M (1999) Alimentary biology of the golden billed altator *Saltator aurantiirostris* (Aves: Emberizidae) in the parana river floodplain (Argentina). *Anales de Biología* 22:51–60
- Blake JG, Rouges M (1997) Variation in capture rates of understory birds in El Rey National Park, Northwestern Argentina. *Ornitología Neotropical* 8: 185-193
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White JSS (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 24: 127–135

- Boscolo D, Metzger JP (2011) Isolation determines patterns of species presence in highly fragmented landscapes. *Ecography* 34:1018–1029
- Casenave L de, Pelotto JP, Caziani SM, Mermoz M, Protomastro J (1998) Responses of avian assemblages to a natural edge in a Chaco semiarid forest in Argentina. *The auk* 115:425–435
- Caziani SM (1996) Interacción plantas-aves dispersoras de semillas en un bosque chaqueño semiárido. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina, 202 pp.
- Codesido M, Bilenca D (2004) Variación estacional de un ensamble de aves en un bosque subtropical semiárido del Chaco Argentina. *Biotropica* 36:544–554
- Cordeiro NJ, Howe HF (2003) Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100:14052–6
- Dardanelli S (2006) Dinámica de comunidades de aves en fragmentos de bosque de la Provincia de Córdoba. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina, 175 pp.
- Dardanelli S, Nores M (2001) Extinción y colonización de aves en fragmentos de bosque de la Provincia de Córdoba, Argentina. *Boletín de la academia nacional de Ciencias* 66:56–60
- Dardanelli S, Nores ML, Nores M (2006) Minimum area requirements of breeding birds in fragmented woodland of Central Argentina. *Diversity and Distributions* 12:687–693
- De la Peña MR (2011) Observaciones de campo en la alimentación de las aves. *Biologica* 13

- Derlindati EJ, Caziani SM (2005) Using canopy and understory mist nets and point counts to study bird assemblages in Chaco forests. *Plant Ecology* 117:92–99
- Farwig N, Böhning-Gaese K, Bleher B (2006) Enhanced seed dispersal of *Prunus africana* in fragmented and disturbed forests? *Oecologia* 147:238–52
- Feinsinger P (2004) El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. Editorial FAN. 243 p.
- Galetti M, Pizo MA (1996) Fruit eating by birds in a forest fragment in southeastern Brazil. *Ararajuba* 4:71–79
- García D, Zamora R, Amico GC (2010) Birds as suppliers of seed dispersal in temperate ecosystems: conservation guidelines from real-world landscapes. *Conservation biology* 24:1070–9
- García D, Martínez D (2012) Species richness matters for the quality of ecosystem services: a test using seed dispersal by frugivorous birds.
- Graham C, Blake J (2001) Influence of patch- and landscape-level factors on bird assemblages in a fragmented tropical landscape. *Ecological applications* 11: 1709-1721
- Gotelli NJ, Colwell RK (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:379–391
- Gotelli, NJ, Entsminger GL (2006) EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Disponible en:
<http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- Gotelli NJ, Graves GR (1996) *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

- Hasui É, Da Mota Gomes VS, Silva WR (2007) Effects of Vegetation Traits on Habitat Preferences of Frugivorous Birds in Atlantic Rain Forest. *Biotropica* 39:502–509
- Howe HF (1984) Constraints on the evolution of mutualisms. *The American naturalist* 123:764–777
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. – *Ecol. Monogr.* 75: 3–35.
- Kenkel NC (2006) On selecting an appropriate multivariate analysis. *Canadian journal of plant science* 86:663–676
- Kirika JM, Bleher B, Böhning-Gaese K, Chira R, Farwig N (2008) Fragmentation and local disturbance of forests reduce frugivore diversity and fruit removal in *Ficus thonningii* trees. *Basic and Applied Ecology* 9:663–672
- Lees AC, Peres CA (2009) Gap-crossing movements predict species occupancy in Amazonian forest fragments. *Oikos* 118:280–290
- Lehouck V, Spanhove T, Vangestel C, Cordeiro NJ, Lens L (2009a) Does landscape structure affect resource tracking by avian frugivores in a fragmented Afrotropical forest? *Ecography* 32:789–799
- Lehouck V, Spanhove T, Colson L, Adringa-Davis A, Cordeiro NJ, Lens L (2009b) Habitat disturbance reduces seed dispersal of a forest interior tree in a fragmented African cloud forest. *Oikos* 118:1023–1034
- Leibold M a., Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez a (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601–613

- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical Ecology*, second English (ed) Elsevier Science BV, Amsterdam
- Lens L, Van Dongen S, Norris K, Githiru M, Matthysen E (2002) Avian persistence in fragmented rainforest. *Science (New York, NY)* 298:1236–8
- Lloyd P, Martin TE, Remond RL, Langner U, Hart MM (2005) Linking demographic effects of habitat fragmentation across landscapes to continental source-sink dynamics. *Ecological Applications* 15:1504–1514
- Loiselle BA, Blake JG (1991) Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72: 180–193
- Luck GW, Daily GC (2003) Tropical countryside bird assemblages: richness, composition, foraging differ by landscape context. *Ecological Applications* 13:235–247
- Magrath A, Larrinaga AR, Santamaría L (2012) Effects of Matrix Characteristics and Interpatch Distance on Functional Connectivity in Fragmented Temperate Rainforests. *Conservation Biology* 26:238–247
- Martensen AC, Pimentel RG, Metzger JP (2008) Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: Implications for conservation. *Biological Conservation* 141:2184–2192
- Moran C (2007) Consequences of rainforest fragmentation for frugivorous vertebrates and seed dispersal. Tesis Doctoral, Griffith University, Australia, 256 pp.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O’Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2013). *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-6

- Pejchar L, Pringle RM, Ranganathan J, Zook JR, Duran G, Oviedo F, Daily GC, Rica C (2008) Birds as agents of seed dispersal in a human-dominated landscape in southern Costa Rica. *Biological Conservation* 141:536–544
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Development Core Team (2013). *Nlme: linear and nonlinear mixed effects models*. R package version 3.1-108
- Pizo MA (2007) frugivory by birds in degraded areas of brazil. En: Dennis AJ (ed) *Seed Dispersal: Theory and its Application in a Changing World*. CAB International, pp 615–627
- Pizo MA, Santos BTP (2011) Frugivory , post-feeding flights of frugivorous birds and the movement of seeds in a brazilian fragmented landscape. *Biotropica* 43:335–342
- Ponce AM, Grilli G, Galetto L (2012) Frugivoría y remoción de frutos ornitócoros en fragmentos del bosque chaqueño de Córdoba (Argentina). *Bosque* 33:33–41
- Price OF, Woinarski JCZ, Robinson D (1999) Very large area requirements for frugivorous birds in monsoon rainforests of the Northern Territory , Australia. *Biological Conservation* 91:169–180
- Rabello A, Ramos FN, Hasui É (2010) Efeito do tamanho do fragmento na dispersão de sementes de Copaíba (*Copaifera langsdorffii* Delf .). *Biota Neotropica* 10:47–54
- Remsen J V, Good DA (1996) Misuse of data from mist-net captures to assess relative abundance in bird populations. *The auk* 113:381–398
- Sánchez Hümöller HL (2009) Remoción de frutos de *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm. por aves en un gradiente de fragmentación dentro del Bosque chaqueño. Tesis de Grado, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina
- Schleuning M, Farwig N, Peters MK, Bergsdorf T, Bleher B, Brandl R, Dalitz H, Fischer G, Freund W, Gikungu MW, Hagen M, Garcia FH, Kagezi GH, Kaib M, Kraemer M, Lung T, Naumann CM, Schaab G, Templin M, Uster D, Wägele JW, Böhning-Gaese

- K (2011) Forest fragmentation and selective logging have inconsistent effects on multiple animal-mediated ecosystem processes in a tropical forest. *PloS one* 6:e27785
- Tálamo A, Trucco CE, Caziani SM (2009) Vegetación leñosa de un camino abandonado del Chaco semiárido en relación a la matriz de vegetación circundante y el pastoreo. *Ecol Austral* 19:157–165
- Tálamo A, Lopez de Casenave J, Núñez-regueiro M, Caziani SM (2013) Regeneración de plantas leñosas en el Chaco semiárido argentino : relación con factores bióticos y abióticos en micrositios creados por el aprovechamiento forestal. *Bosque* 34:53–62.
- Uezu A, Metzger JP, Vielliard JME (2005) Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biological Conservation* 123:507–519
- Uriarte M, Anciães M, da Silva MTB, Rubim P, Johnson E, Bruna EM (2011) Disentangling the drivers of reduced long-distance seed dispersal by birds in an experimentally fragmented landscape. *Ecology* 92:924–37
- Varela RO (2004) Frugivoría y dispersión de semillas por 13 especies de vertebrados del Chaco Salteño, Argentina. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina, 170 pp
- Vidaurre M, Pacheco LF, Roldán AI (2006) Composition and abundance of birds in Andean alder (*Alnus acuminata*) patches with past and present harvest in Bolivia. *Biol Conserv* 132:12–21
- Willson MF (1992) The ecology of seed dispersal. En: Fenner M (ed) *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Wallingford, UK
- Yabe RDS, Marques EJ, Marini MÂ (2010) Movements of birds among natural vegetation patches in the Pantanal, Brazil. *Bird Conservation International* 20:400–409

Capítulo 2

Patrones de desplazamiento de las aves frugívoras y conectividad funcional entre los fragmentos de bosque Chaqueño

Introducción

La dispersión de semillas por aves es un proceso ecosistémico esencial que puede verse modificado o interrumpido en paisajes antrópicos fragmentados (Markl *et al.* 2012). En paisajes fragmentados, las aves frugívoras pueden reducir su abundancia o modificar su comportamiento alimentario con posibles consecuencias en la dispersión de semillas y reclutamiento de las plantas (Cordeiro y Howe 2003; Lehouck *et al.* 2009a; Herrera y García 2010; Uriarte *et al.* 2011).

En numerosos estudios realizados en diversos ambientes fragmentados se ha encontrado que la abundancia, riqueza y ocurrencia de las aves puede estar influenciada por el área de los fragmentos, conectividad estructural y la permeabilidad de la matriz (Price *et al.* 1999; Martensen *et al.* 2008; Boscolo y Metzger 2011). Actualmente, el interés de las investigaciones en ambientes fragmentados se ha enfocado en la evaluación del movimiento de las aves entre fragmentos, ya que podría estar explicando los patrones de abundancia y riqueza de aves encontrados en los fragmentos de bosque (Lens *et al.* 2002; Awade y Metzger 2008; Lees y Peres 2009). Por ejemplo, Lens *et al.* (2002) observaron que la ocurrencia de aves en fragmentos de bosque tropical en Kenia aumentó con la movilidad de las especies de aves y su tolerancia a la degradación del hábitat. Asimismo, Lees y Peres (2009) encontraron que la persistencia de las especies en fragmentos aislados estuvo fuertemente asociada a su capacidad de cruzar la matriz entre fragmentos de bosque

amazónico, y que las aves más capaces de cruzar la matriz fueron especies insectívoras, frugívoras y granívoras de tamaños medio a grande.

Las aves frugívoras pueden actuar como “conectores móviles” entre los fragmentos de bosque movilizandose semillas y promoviendo la conectividad ecológica en paisajes fragmentados (Lundberg y Moberg 2003; Pizo y Santos 2011; Lenz *et al.* 2011). Sin embargo, no todas las especies de aves frugívoras pueden desplazarse de igual manera entre los fragmentos de bosque. Algunos atributos intrínsecos de las aves, como su comportamiento de alimentación, tamaño corporal y grado de dependencia del bosque, y factores ambientales extrínsecos, como la estructura del paisaje, disponibilidad de alimento, competencia y riesgo de depredación pueden afectar el movimiento de las aves en paisajes fragmentados (Lehouck *et al.* 2009b; Yabe *et al.* 2010).

Los patrones de desplazamiento de las aves entre fragmentos son una medida de la conectividad funcional, un concepto que se refiere al grado en el cual el paisaje facilita o impide el movimiento entre fragmentos y explícitamente considera las respuestas comportamentales de diferentes organismos a los diversos elementos del paisaje (Tischendorf y Fahrig 2000; Bélisle 2005). Existen diferentes aproximaciones al estudio de la conectividad funcional mediada por las aves, como la evaluación de su capacidad de desplazarse sobre espacios vacíos (“gap-crossing capacity” en inglés) entre fragmentos de bosque (Bélisle 2005; Boscolo *et al.* 2008), estudios de sus movimientos con radiotelemetría (Lehouck *et al.* 2009b; Uriarte *et al.* 2011; Lenz *et al.* 2011) y observaciones directas de sus desplazamientos entre fragmentos (Pizo y Santos 2011; Lloyd y Marsden 2011; Magrath *et al.* 2012). A su vez, algunos autores aplican principios de la teoría de grafos para evaluar la conectividad funcional mediada por el movimiento de las aves en paisajes fragmentados (Awade y Metzger 2008).

Existen algunas evidencias que sugieren que la configuración del paisaje fragmentado podría afectar el movimiento de las aves frugívoras (Graham 2001; Lees y Peres 2009; Yabe *et al.* 2010; Lloyd y Marsden 2011). Graham (2001) encontró que los Tucanes visitaron más frecuentemente fragmentos de bosque cercanos a otros remanentes sugiriendo que la conectividad estructural puede influenciar sus patrones de movimiento. Asimismo, en numerosos estudios se ha observado que el desplazamiento de las aves decrece con el aislamiento y distancia entre fragmentos (Lees y Peres 2009; Yabe *et al.*

2010; Lloyd y Marsden 2011). No obstante, se conoce muy poco sobre los efectos que puede tener el área de los fragmentos sobre los patrones de movimiento de las aves (Uriarte *et al.* 2011). Por ejemplo, Uriarte *et al.* (2011) encontraron que el efecto de la configuración del paisaje –área de los fragmentos y composición de la matriz alrededor de los mismos– sobre la distancia de dispersión fue poco evidente, excepto para una especie de Zorzal (*Turdus*) que mostró una disminución en la probabilidad de dispersión de semillas a larga distancia en fragmentos pequeños.

La mayoría del conocimiento actual sobre los patrones de movimiento de las aves frugívoras y sus implicancias en la dispersión de semillas proviene de paisajes fragmentados tropicales y templados (Lenz *et al.* 2011; Pizo y Santos 2011; Uriarte *et al.* 2011; Magrach *et al.* 2012). Sin embargo, aún no existen estudios sobre los patrones de desplazamiento de las aves frugívoras y sus implicancias sobre la dispersión de semillas en ambientes fragmentados subtropicales como el bosque Chaqueño.

En el Capítulo anterior se encontró que la abundancia del ensamble de aves frugívoras y el subconjunto de dispersoras de semillas no sería influenciada por el área, por la conectividad estructural ni por la oferta de frutos de los fragmentos de bosque Chaqueño. Estos resultados sugieren que las aves podrían estar utilizando un conjunto de fragmentos cercanos para su supervivencia. Asimismo las aves podrían estar rastreando espacialmente los frutos en el paisaje fragmentado y ajustando sus abundancias de acuerdo a la disponibilidad de frutos en cada fragmento como sugiere la hipótesis de rastreo de recursos (Rey 1995; Burns 2002; Blendinger *et al.* 2012). Por esta razón, este Capítulo se enfoca en la evaluación de los patrones de desplazamiento de las aves frugívoras y dispersoras chaqueñas y en la conectividad funcional entre los fragmentos mediada por su movimiento. Los datos de desplazamiento de aves entre fragmentos son muy simples de obtener y permiten la estimación de la conectividad funcional entre fragmentos de bosques a escalas espaciales pequeñas. En primera instancia, se evalúa cómo difieren la tasa de desplazamiento y composición del ensamble de las aves entre los fragmentos de diferente área y conectividad estructural. Se esperan mayores tasas de desplazamiento en fragmentos más pequeños y más conectados estructuralmente en respuesta a la configuración del paisaje. Luego se analizan los patrones de movimiento en los siete fragmentos (i.e.

dirección y destino de los desplazamientos) de seis especies de aves dispersoras más relevantes por su abundancia y grado de frugivoría. En particular, se evalúa si el destino de los movimientos de las aves desde los siete fragmentos seleccionados (fragmentos focales) tiene una orientación específica hacia algún fragmento vecino de un tamaño particular o es al azar en relación a la disponibilidad de fragmentos de bosque en el paisaje. Posteriormente, se cambia el enfoque a una escala de paisaje con el fin de evaluar cómo difieren las tasas de movimiento y distancias de desplazamiento entre fragmentos entre las seis especies de aves. Finalmente se comparan los tamaños funcionales (i.e. medida de conectividad funcional) entre las 6 especies de aves.

El estudio de los patrones de movimiento de las aves frugívoras y dispersoras y la conectividad funcional de los fragmentos de bosque representa una aproximación novedosa para el entendimiento de la dinámica del movimiento de semillas y del mantenimiento del servicio de dispersión por aves en paisajes fragmentados Chaqueños.

Metodología

Observaciones de desplazamiento de las aves frugívoras

Durante dos meses de la temporada de mayor producción de frutos de las especies de plantas dispersadas por aves (enero y febrero, 2010, Galetto *datos no publicados*), se registraron los desplazamientos de las aves frugívoras y subconjunto de dispersoras desde y hacia los siete fragmentos de diferente área y conectividad estructural (fragmentos focales) en seis a once sesiones de observación por fragmento o visitas (Tabla 1). En cada sesión de observación se establecieron estaciones de punto de conteo de 10 minutos de radio sin límites en los borde de cada fragmento focal.

Tabla 1. Número de sesiones de observación o visitas (SO), número de puntos de conteo de 10-min de radio sin límites (PC) y número total de PC para cada fragmento focal de bosque Chaqueño.

Área del fragmento (ha)	Nº de SO	Nº de PC por SO	Número total de PC
0,73	6	5	30
1,38	6	5	30
4,14	6	10	60
5,28	6	10	60
13,65	6	20	120
15,11	6	20	120
2493,36	11	20-30	242

Durante cada punto de conteo de 10 minutos se registró para cada desplazamiento de ave detectado: especie, número de individuos llegando o saliendo del fragmento focal, y cuando fue posible, el fragmento vecino a donde llegaron o de donde salieron. También, cuando se observó una bandada, cada individuo fue registrado separadamente para el cálculo de la tasa de desplazamiento. Las observaciones de desplazamiento de aves fueron realizadas desde el amanecer durante 4 horas. Cada estación de punto de conteo fue establecida en la matriz de cultivo (soja o maíz) a 15 metros del borde del fragmento focal, y el observador se ubicó mirando hacia el mismo (Figura 1). El número de estaciones de punto de conteo y la distancia entre las mismas (50 a 100 m) varió de acuerdo al área del fragmento focal con la intención de cubrir todo su perímetro (Tabla 1 y Figura 1). En todos los fragmentos se realizaron varias sesiones de observación o visitas (seis en todos menos en el fragmento mayor donde se realizaron once) que fueron distribuidas durante los dos meses para considerar la variabilidad en la oferta de frutos y posibles cambios en la actividad de las aves en ese periodo (Tabla 1). También la ubicación de las estaciones de punto de conteo fue modificada sistemáticamente en cada sesión de observación.

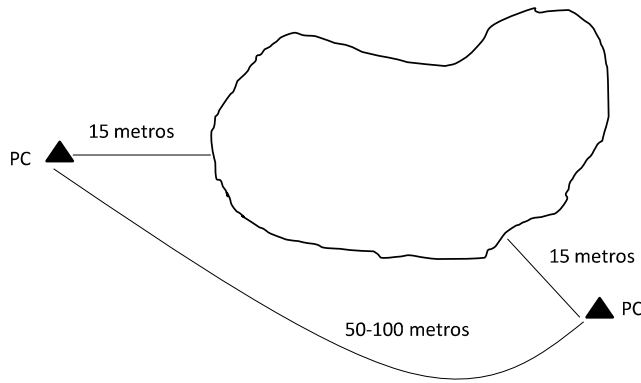


Figura 1. Esquema con ubicación de estaciones de punto de conteo de 10 minutos (PC) en los fragmentos.

Análisis estadísticos

Tasa de desplazamiento de las aves en los fragmentos focales

Para cada fragmento focal se sumaron todos los movimientos de las aves frugívoras y dispersoras registrados en cada sesión de observación (día de observación). Debido a que el tiempo por sesión de observación varió según el área del fragmento focal (distinta cantidad de puntos de conteo, Tabla 1), se calculó la tasa de desplazamiento de las aves como el número de movimientos en 50 minutos. Se calculó la tasa de desplazamiento utilizando 50 minutos porque fue el tiempo mínimo de la sesión de observación en los dos fragmentos de menor área. En los fragmentos restantes que presentaron más tiempo de observación por sesión, se sumaron los movimientos registrados en el tiempo total y se calculó la cantidad de movimientos en 50 minutos en cada sesión de observación. Esta tasa de desplazamiento estandarizada permite la comparación estadística entre todos los fragmentos focales. Se usaron modelos generales lineales mixtos para evaluar cómo la tasa de desplazamiento de las aves (transformada con $\log_{10}(x+1)$) está relacionada con el área (transformada con $\log_{10}(x+1)$) y la conectividad estructural (índice Proximity) de los fragmentos. Las variables que fueron transformadas con \log_{10} fueron aquellas que no cumplieron con los supuestos de normalidad de los residuos y homogeneidad de la varianza. El área y conectividad estructural de los fragmentos y la interacción entre ellas fueron incorporadas al modelo como efectos fijos (debido a que la correlación entre las variables fue no significativa, $R= 0,65$, $p=0,12$), mientras el *sitio* (fragmento) fue incluido

como un factor aleatorio debido a que las mediciones temporales (sesiones de observación o diferentes días visita) en cada fragmento focal no fueron independientes. Se comenzó con un modelo máximo que contenía las dos variables y la interacción entre las mismas, este modelo luego fue simplificado primero removiendo las interacciones no significativas y los efectos principales, hasta que no se observó más reducción en los residuos de la desviación (medida con el criterio de Información Akaike, AIC; Bolker *et al.* 2009).

Se evaluó la significación de la estimación de los parámetros de los efectos fijos de los modelos con una prueba *t* que es más robusta que la prueba de verosimilitud cuando los tamaños muestrales son pequeños (Bolker *et al.* 2009). Los modelos lineares mixtos fueron ajustados con el método de máxima verosimilitud y realizados usando el paquete nlme (Pinheiro *et al.* 2013) en el programa R 2.15.2 (RDevelopment Core Team, 2012).

Composición del ensamble de aves

Se caracterizó la composición del ensamble de aves frugívoras y subconjunto de dispersoras que se desplazaron desde y hacia cada fragmento focal mediante la realización de gráficos de rango-abundancia donde se representan las especies ordenadas de mayor a menor según su abundancia relativa (tasa de desplazamiento: número de movimientos por hora). Los gráficos de rango-abundancia reflejan la composición de especies que se desplazó en cada fragmento y la dominancia numérica (mayor cantidad de movimientos) de algunas especies (Feinsinger 2004; Vidaurre *et al.* 2006; Tálamo *et al.* 2009; Tálamo *et al.* 2013).

Patrones de desplazamiento en seis especies de aves dispersoras

Se decidió realizar un análisis más detallado sobre un grupo de especies dispersoras para evaluar cómo varían los patrones de desplazamiento entre estas especies en el paisaje fragmentado y su capacidad de conectar funcionalmente los fragmentos de bosque Chaqueño. Se incluyeron las siguientes especies: Carpintero real (*Colaptes melanochloros*), Naranjero (*Thraupis bonariensis*), Benteveo común (*Pitangus sulphuratus*), Pepitero de collar (*Saltator aurantirostris*), Zorzal chalcharero (*Turdus amaurochalinus*) y los Fíos (*Elaenia* spp.: *Elaenia parvirostris* y *E. albiceps*, Figura 2) que son importantes dispersores de semillas ya que son abundantes en el sitio de estudio y/o incluyen una alta proporción de frutos en su dieta (ver resultados en Apéndice I y Capítulo 1; Caziani 1996; Montaldo 2005; Francisco *et al.* 2007).



Figura 2. Especies de aves dispersoras de semillas: a) Fío fío pico corto (*Elaenia parvirostris*), b) Fío fío silbón (*Elaenia albiceps*), c) Naranjero (*Thraupis bonariensis*), d) Benteveo común (*Pitangus sulphuratus*), e) Pepitero de collar (*Saltator aurantiirostris*), f) Carpintero real (*Colaptes melanochloros*) y g) Zorzal chalcarero (*Turdus amaurochalinus*).

Dirección y destino de los desplazamientos

En aproximadamente el 55% de los desplazamientos de las aves registrados en los siete fragmentos focales se pudo identificar el fragmento vecino desde donde las aves salieron o hacia donde llegaron (proporción de desplazamientos entre fragmentos = $0,55 \pm 0,12$, media \pm DE). Estos datos en donde se pudo identificar el origen o destino de los movimientos de las aves se utilizaron para evaluar la variación en la dirección (i.e. llegada y salida de los movimientos desde y hacia el fragmento focal) y destino de los desplazamientos entre los siete fragmentos focales.

Para evaluar si el destino de los desplazamientos de las aves luego de dejar el fragmento focal- i.e. sólo movimientos de salida desde el fragmento focal- ocurrió al azar con respecto a la disponibilidad de los fragmentos vecinos de diferente área, se utilizó la técnica propuesta por Neu *et al.* (1974). Esta técnica involucra el uso de una estadística z de Bonferroni para calcular intervalos de confianza simultáneos basados en la frecuencia observada de los destinos de desplazamientos a cada fragmento vecino que fue contrastada con las frecuencias esperadas de desplazamientos basadas en la disponibilidad de cada fragmento vecino (Pizo y Santos 2011). La disponibilidad de cada fragmento vecino se basó en su área (Neu *et al.* 1974; Pizo y Santos 2011).

Tasa y distancia de desplazamiento de las especies entre fragmentos

Se comparó la tasa y distancia de desplazamiento entre fragmentos entre las seis especies de aves seleccionadas. Para ello, se agruparon los datos de los 662 puntos de conteo de 10 minutos para calcular la tasa de desplazamiento para cada especie de ave (número de movimientos por hora) por día de muestreo (32 días). Se calculó la distancia entre los fragmentos de los movimientos de cada especie observados usando una imagen satelital del paisaje (una imagen clasificada Landsat TM5). Se compararon las tasas de desplazamiento y distancia de movimiento entre fragmentos de las seis especies de aves con pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis y una prueba de medianas *a posteriori* ya que no se cumplían los supuestos de normalidad de los residuos.

Conectividad funcional

Se utilizaron los registros de llegada y partida de las aves a los fragmentos vecinos para calcular la conectividad funcional entre los fragmentos para cada especie de ave mediante la utilización de la teoría de grafos, siguiendo el trabajo de Awade y Metzger

(2008). Un grafo consiste en un grupo de nodos -los fragmentos- conectados por líneas -desplazamientos de las aves entre fragmentos-. Se consideró que dos fragmentos estaban conectados cuando se registraron desplazamientos de aves entre ellos. La suma de las áreas de los fragmentos pertenecientes al mismo grafo se denomina área del grafo o área funcional, y fue considerada como una medida de la conectividad funcional (Awade y Metzger 2008).

Resultados

Se registraron 883 desplazamientos de aves desde y hacia los siete fragmentos focales en los 662 puntos de conteo en 110 horas de observación. El 67% (592) de los desplazamientos pertenecieron a 24 especies de aves frugívoras, y dentro de éstas el 86% (509) correspondió a 13 especies dispersoras de semillas.

Tasa de desplazamiento de las aves en los fragmentos focales

La tasa de desplazamiento (número de movimientos en 50 minutos) de las aves frugívoras y subconjunto de dispersoras estuvo relacionada negativamente con la conectividad estructural de los fragmentos focales (i.e. marginalmente significativa estadísticamente para las aves frugívoras y significativa para las dispersoras, Tabla 2). La tasa de desplazamiento de las aves fue mayor en fragmentos menos conectados estructuralmente, es decir en aquéllos con un índice Proximity menor (Tabla 2). El área de los fragmentos focales no estuvo relacionada significativamente con la tasa de desplazamiento de las aves, pero fue retenida en el mejor modelo (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados de los modelos lineales generales con efectos mixtos usados para comparar la tasa de desplazamiento de las aves frugívoras y dispersoras con el área y conectividad estructural (índice Proximity) de los siete fragmentos focales de bosque Chaqueño. En **negrita** se destacan las relaciones significativas ($p < 0,05$).

Variable de respuesta	Efectos fijos	Estimador \pm DE	valor t	P
A Tasa de desplazamiento de frugívoras ¹	Intercepción	0,751 \pm 0,053	14,187	0,000
	Índice Proximity	-0,00008 \pm 0,00003	-2,515	0,066
	Área del fragmento ²	0,067 \pm 0,043	1,570	0,191
B Tasa de desplazamiento de dispersoras ¹	Intercepción	0,739 \pm 0,049	14,886	0,000
	Índice Proximity	-0,00008 \pm 0,00003	-2,640	0,047*
	Área del fragmento ²	0,029 \pm 0,039	0,739	0,501

* $p < 0,05$ indica diferencias significativas

¹ Logaritmo base 10 del número de movimientos en 50 minutos

² Logaritmo base 10 del área de los fragmentos (hectáreas)

Composición del ensamble de aves frugívoras

En la mayoría de los fragmentos la composición de especies frugívoras que se desplazaron desde y hacia el fragmento no fue equitativa, es decir, que se registró mayor tasa de desplazamiento de algunas especies de aves (mayor dominancia).

A medida que aumentó el área del fragmento varió la composición y abundancia relativa de algunas especies de aves y se registraron más especies de aves dispersoras (Figura 2). El Naranjero y el Benteveo fueron las aves que presentaron mayor tasa de desplazamiento en todos los fragmentos (Figura 3). Los Fíos fíos (*Elaenia parvirostris* y *E. albiceps*) se registraron en todos los fragmentos pero aumentaron su tasa de desplazamiento en los tres fragmentos mayores (Figura 3). El Zorzal chalcharero (*Turdus amaurochalinus*) también se observó en todos los fragmentos con tasas de desplazamientos medias a bajas. Finalmente, el Pepitero de collar (*Saltator aurantirostris*) y el Carpintero real (*Colaptes melanochloros*) sólo fueron registrados en algunos fragmentos de diferentes áreas con tasas de desplazamientos medias a bajas (Figura 3).

Algunas especies dispersoras presentaron bajas tasas de desplazamientos y fueron registradas sólo en algunos fragmentos. Por ejemplo, el Chiví común (*Vireo olivaceus*) fue observado en dos fragmentos de mayor área (Figura 3.5 y 3.6). Asimismo, el desplazamiento del Benteveo rayado (*Myiodynastes maculatus*) fue registrado sólo en el fragmento de mayor área (Figura 3.7).

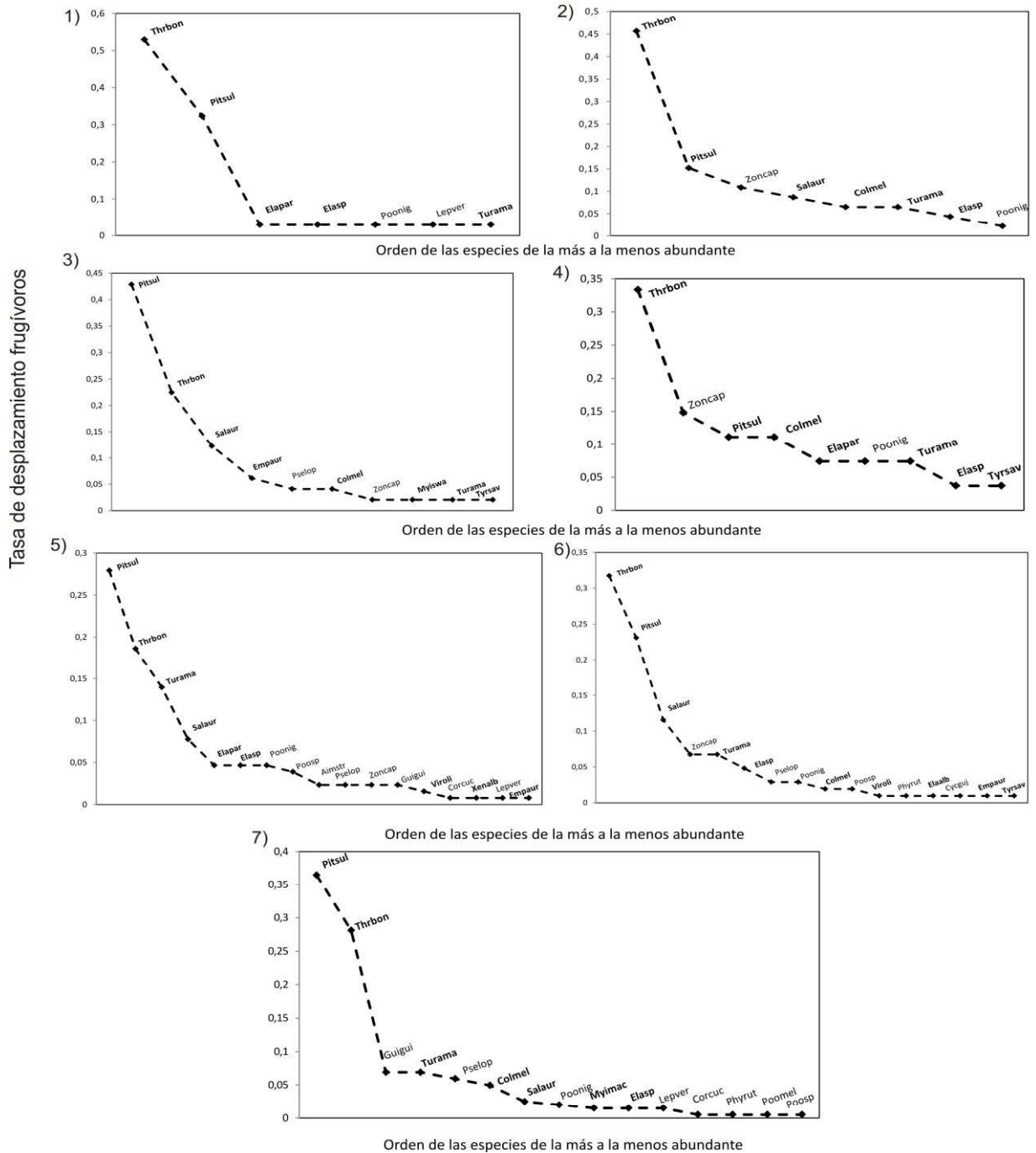


Figura 3. Curvas rango-abundancia (tasa de desplazamiento: número de individuos/hora) de la composición del ensamble de aves frugívoras en los siete fragmentos de bosque Chaqueño, ordenados de menor a mayor según su área (ha) e índice Proximity de conectividad estructural: 1) 0,73 ha, 15,47; 2) 1,38 ha, 973,92; 3) 4,14 ha, 1811,75; 4) 5,28 ha, 3419,68; 5) 13,65 ha, 661,67; 6) 15,11 ha; 18,86 7) 2493,36 ha, 4086,61. En **negrita** se destacan las especies dispersoras. Abreviaturas: *Aimstr*: *Aimophila strigiceps*, *Corcuc*: *Coryphospingus cucullatus*, *Cycgij*: *Cyclarhis gujanensis*, *Colmel*: *Colaptes melanochloros*, *Elaalb*: *Elaenia albiceps*, *Empaur*: *Empidonomus aurantioatrocristatus*, *Elapar*: *Elaenia parvirostris*, *Elasp*: *Elaenia spp.*, *Guigui*: *Guira guira*, *Lepver*: *Leptotila verreauxi*, *Myimac*: *Myiodynastes maculatus*, *Myisp*: *Myiarchus spp.*, *Myiswa*: *Myiarchus swansoni*, *Pselop*: *Pseudoseisura lophotes*, *Poomel*: *Poospiza melanoleuca*, *Poonig*: *Poospiza nigrorufa*, *Poonp*: *Poospiza spp.* *Pitsul*: *Pitangus sulphuratus*, *Phyru*: *Phytotoma rutila*, *Turama*: *Turdus amaurochalinus*, *Thrbon*: *Thraupis bonariensis*, *Turruf*: *Turdus rufiventris*, *Tyrsav*: *Tyrannus savana*, *Salaur*: *Salinator aurantirostris*, *Viroli*: *Vireo olivaceus*, *Zoncap*: *Zonotrichia capensis*, *Xenalb*: *Xenopsaris albinucha*.

Patrones de desplazamiento en seis especies de aves dispersoras

Dirección y destino de los desplazamientos

En los fragmentos focales pequeños la mayor proporción de los desplazamientos de las seis aves dispersoras fue hacia o desde fragmentos vecinos de mayor área (Figura 4.A y 4.B). En fragmentos focales medianos, la mayor proporción de los desplazamientos de las aves fue también hacia o desde fragmentos vecinos con un área similar o mayor (Figura 4.C y 4.D). Finalmente, en los fragmentos de mayor área la proporción de los desplazamientos de llegada y salida de las aves no estuvo concentrada hacia un fragmento vecino particular, sino que se distribuyó entre los fragmentos vecinos disponibles de similar o menor área (Figura 4.E a 4.G).

En los fragmentos focales pequeños y medianos, el destino de los desplazamientos de las aves no ocurrió al azar porque estuvo concentrado hacia un fragmento vecino grande pero no hacia el fragmento de mayor área (Figura 4.B a 4.D). Este fragmento vecino de mayor área fue visitado por las aves dispersoras en una menor proporción de lo esperado por azar (Figura 4.B a 4.D). Por otra parte, en dos fragmentos focales de mayor área el destino de los desplazamientos de las aves estuvo concentrado hacia fragmentos vecinos con similar o menor área (Figura 4.E y 4.F).

El Benteveo común y el Naranjero fueron las aves que presentaron mayor cantidad de desplazamientos de llegada y salida en todos los fragmentos focales (ver Tabla 1 en Apéndice III para más detalles; excepto en el fragmento de 5,28 ha donde el Benteveo no fue registrado).

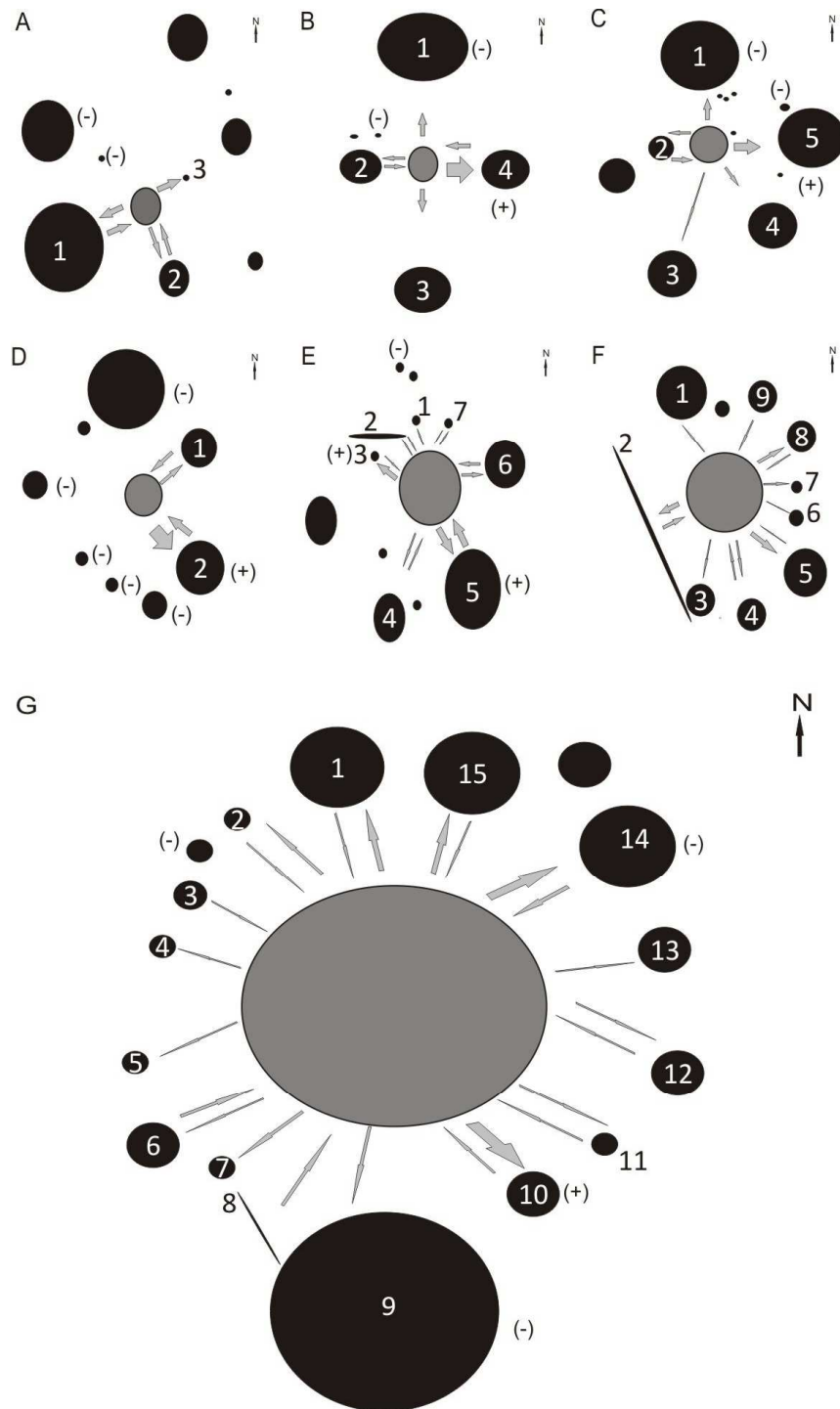


Figura 4. Diagramas de los siete fragmentos focales (círculos en gris) con los fragmentos vecinos alrededor (círculos en negro) y flechas de diferente ancho que indican la proporción de llegadas y partidas de aves desde y hacia cada fragmento vecino registradas en las estaciones de punto de conteo (ver la Tabla 1 en Apéndice III para más detalles). Los signos en paréntesis al lado de cada fragmento vecino indican cuando un determinado destino—sólo para los desplazamientos de salida desde los fragmentos focales—es más (+) o menos (-) frecuente que lo esperado basado en el área cubierta por los fragmentos. Los fragmentos vecinos sin signos indican que la cantidad de desplazamientos de las aves fue proporcional a su área (para más detalles sobre el cálculo de los intervalos de confianza ver en Metodología). Áreas de los fragmentos focales en hectáreas: (A) 0,73; (B) 1,38; (C) 4,14; (D) 5,28; (E) 13,65; (F) 15,11 y (G) 2493,36.

Tasa de desplazamiento y distancia de desplazamiento entre fragmentos de las especies

Se encontraron diferencias significativas entre las tasas de desplazamiento de las seis especies de aves comparadas ($H = 124,24$, $P < 0,0001$, Figura 5). El Naranjero y el Benteveo fueron los que presentaron mayores tasas de desplazamiento entre fragmentos en comparación con las otras especies (Figura 5).

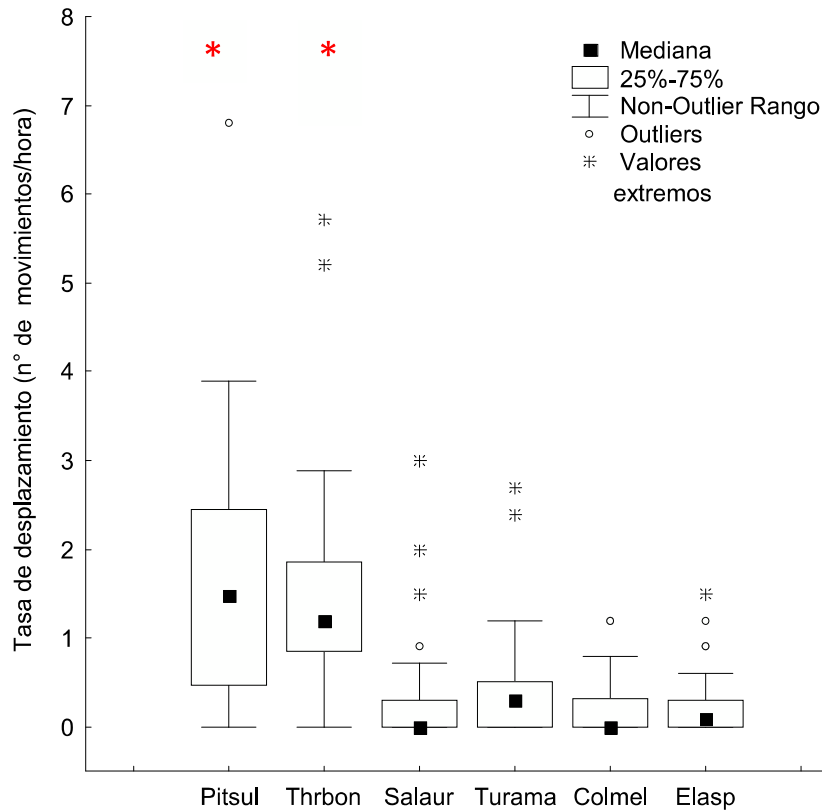


Figura 5. Tasa de desplazamiento de las aves (número de movimientos por hora) registrada en los 662 puntos de conteo en 32 días de muestreo (4 h por día) para las seis especies de aves dispersoras. Abreviaturas: Pitsul: *Pitangus sulphuratus*; Thrbon: *Thraupis bonariensis*; Salaur: *Saltator aurantirostris*; Turama: *Turdus amaurochalinus*; Colmel: *Colaptes melanochloros*; Elasp: *Elaenia parvirostris* y *E. albiceps*. * indica diferencias significativas $p \leq 0,05$, prueba de mediana a posteriori de Kruskal-Wallis.

La distancia de los desplazamientos entre fragmentos fue similar entre las seis especies ($H = 5,81, p = 0,325$, Figura 6). La distancia de movimiento entre fragmentos fue altamente variable para el Benteveo, el Carpintero real y el Naranjero, y estas especies que también presentaron las distancias máximas de desplazamiento registradas (Figura 6). Se registró una distancia mínima de desplazamiento entre fragmentos de 26 metros para los Fíos y el Naranjero (Figura 6). Para esta última especie también se registró la máxima distancia de desplazamiento entre fragmentos que fue de casi 400 metros (Figura 6).

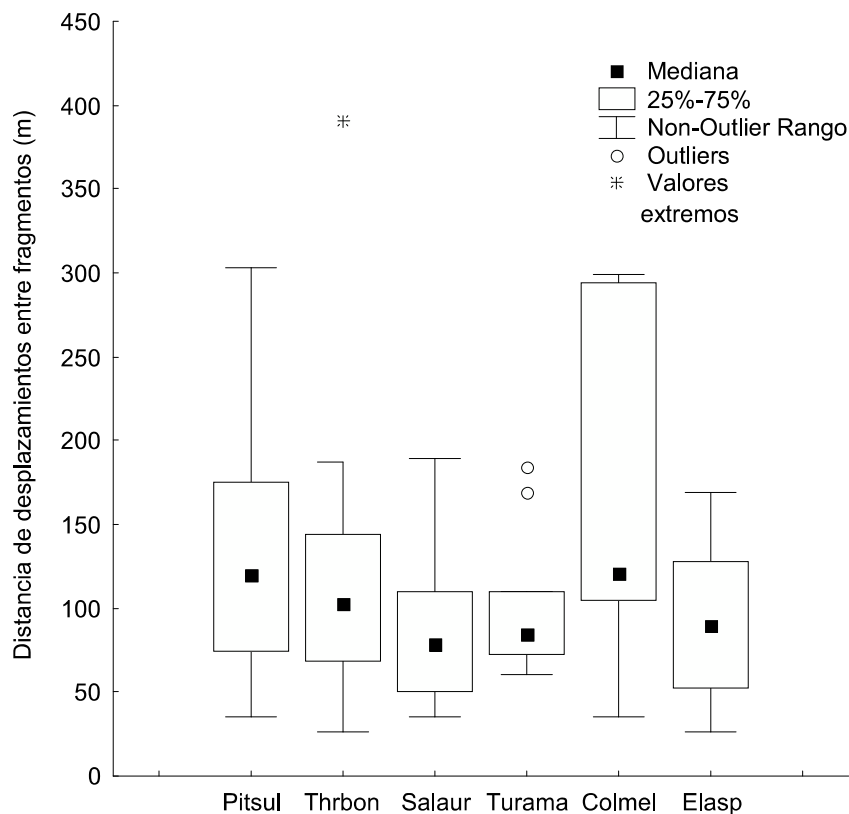


Figura 6. Distancias de los desplazamientos entre fragmentos recorridas por las seis especies de aves dispersoras. Abreviaturas: Pitsul: *Pitangus sulphuratus*; Thrbon: *Thraupis bonariensis*; Salaur: *Saltator aurantirostris*; Turama: *Turdus amaurochalinus*; Colmel: *Colaptes melanochloros*; Elasp: *Elaenia parvirostris* y *E. albiceps*.

Conectividad funcional

La conectividad funcional varió entre las seis especies comparadas (Figura 7). El Benteveo y el Naranjero presentaron un menor número de grafos y mayores áreas funcionales (Figura 7.A y 7.B), lo cual indica una mayor conectividad funcional mediada por estas dos especies.

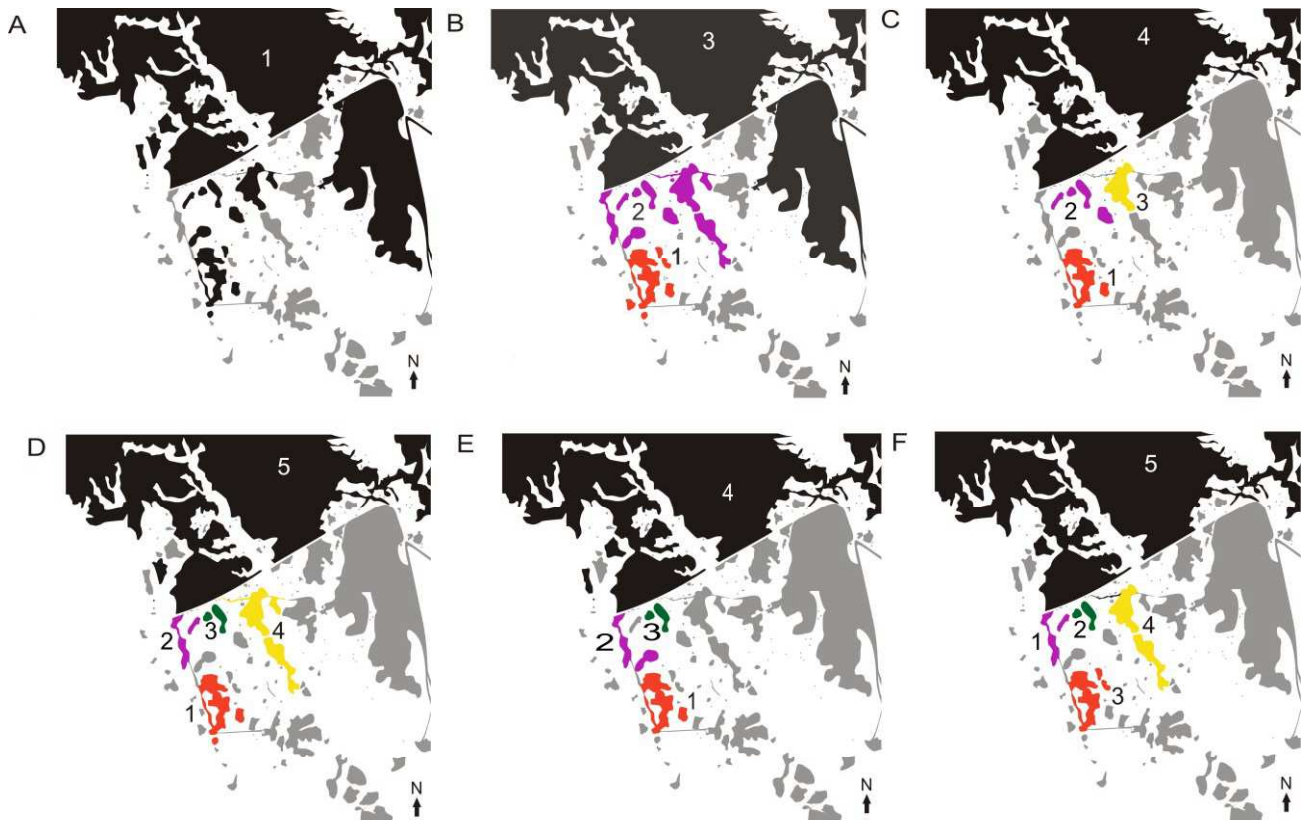


Figura 7. Grafos derivados de los desplazamientos de las aves entre fragmentos de las seis especies dispersoras registrados en las estaciones de punto de conteo realizadas alrededor de los bordes de los siete fragmentos focales: (A) Benteveo común (*Pitangus sulphuratus*), (B) Naranjero (*Thraupis bonariensis*); (C) Pepitero de collar (*Saltator aurantirostris*); (D) Zorzal chalcharero (*Turdus amaurochalinus*); (E) Carpintero real (*Colaptes melanochloros*); (F) Fíos (*Elaenia* spp.). Cada grupo de fragmentos del mismo color o patrón de trama es un “grafo”, y la suma de las áreas de los fragmentos que pertenecen al mismo grafo es el área funcional o “área del grafo” que fue considerada como una medida de la conectividad funcional. Área del grafo (hectáreas): (A) 1. 3163,60; (B) 1. 20,63, 2. 45,86, 3.3106,29; (C) 1. 17,46, 2. 10,31, 3. 13,86, 4. 2493,36; (D) 1. 17,87, 2. 6,66, 3. 5,52, 4. 25,64, 5. 2501,65; (E) 1. 16,57, 2. 9,83, 3. 5,52, 4. 2498,89; (F) 1. 6,66, 2.5,52, 3. 17,46, 4. 23,23, 5. 2501,65.

Discusión

Tasa de desplazamiento de las aves en los fragmentos focales

La tasa de desplazamiento de las aves frugívoras y subconjunto de dispersoras no varió entre los siete fragmentos de diferente área pero si se relacionó negativamente con la conectividad estructural de los mismos. Se esperaba encontrar mayores tasas de desplazamiento en fragmentos pequeños y más conectados estructuralmente como una respuesta de las aves a la configuración del paisaje. Los fragmentos de menor área podrían estar ofreciendo menor cantidad de frutos y otros recursos por su superficie reducida y se esperaban mayores tasas de desplazamiento de las aves en comparación con los fragmentos mayores. A su vez, los fragmentos más conectados pueden representar mayores probabilidades de movimiento para las especies de aves que no pueden volar grandes distancias o son dependientes del bosque, como se ha encontrado en numerosos estudios donde los movimientos de las aves disminuyen con el aislamiento y las distancias entre los fragmentos (Graham 2001; Lees y Peres 2009; Yabe *et al.* 2010; Lloyd y Marsden 2011).

Sin embargo, no se encontró un patrón similar en el paisaje chaqueño fragmentado estudiado y algunas posibles explicaciones serán discutidas a continuación. La configuración de los fragmentos de bosque –i.e. distancia corta entre los fragmentos- podría favorecer el movimiento de las aves a través de la matriz de cultivo y el efecto del área y conectividad estructural de los fragmentos podría verse diluido. Asimismo, los elementos del paisaje como los árboles aislados y corredores no son considerados por la métrica elegida de conectividad estructural (índice Proximity) y podrían estar influenciando sobre la tasa de desplazamiento de las aves entre los fragmentos. Magrath *et al.* (2011) encontraron que la tasa de desplazamiento de las aves frugívoras no varió con la distancia entre fragmentos inmersos en una matriz con árboles aislados, lo cual sugiere que las aves usan esos árboles como sitios de paso o “stepping stones”. Precisamente, durante el muestreo se pudieron observar aves que se movieron hacia o desde árboles aislados en la matriz de cultivos.

Los patrones de movimiento de las aves frugívoras podrían estar determinados por una combinación de respuestas comportamentales a un conjunto de características de los fragmentos más allá de su área y conectividad estructural. Por ejemplo, la complejidad

estructural de la vegetación, la cobertura de la vegetación y la disponibilidad y distribución de los frutos en los fragmentos podrían modificar los movimientos de las aves frugívoras más que el área o conectividad estructural de los mismos (García *et al.* 2010, 2012; Uriarte *et al.* 2011). Las aves frugívoras suelen ser sensibles a algunos parámetros de la vegetación asociados con la disponibilidad de frutos y la cobertura de bosque (Hasui *et al.* 2007; García *et al.* 2010; Uriarte *et al.* 2011 *pero ver también* Lehouck *et al.* 2009c). Uriarte *et al.* (2011) encontraron que la calidad del hábitat fue un buen predictor del desplazamiento, distancia y velocidad de movimiento de las aves. A su vez, García *et al.* (2010) sugirieron que la cobertura de vegetación leñosa y la disponibilidad de frutos son rasgos claves del paisaje que direccionan los patrones de lluvia de semillas dispersadas por aves frugívoras que conectan los fragmentos con su desplazamiento. Es importante destacar que en los fragmentos focales muestreados se encontró que la densidad de plantas ornitócoras total y con oferta de frutos fue similar (ver resultados en Capítulo 1), lo cual podría estar explicando la falta de diferencias en la tasa de desplazamiento de las aves entre fragmentos. Sin embargo, estas variables fueron medidas en temporada anterior y la oferta de frutos puede variar entre temporadas. También, para establecer si los patrones de desplazamiento observados están relacionados con la oferta de frutos en los fragmentos focales, debería medirse directamente la disponibilidad de los frutos, es decir, la abundancia de los frutos que realmente son consumidos por las aves (Saracco *et al.* 2004, Burns 2002; Blendinger *et al.* 2012). Finalmente, los desplazamientos de las aves desde y hacia en los fragmentos focales también podrían estar influenciados por la disponibilidad de frutos en los fragmentos vecinos hacia y desde donde se movilizaron la mayoría de las aves (ver más adelante *Dirección y Destino de los desplazamientos*).

Los patrones de desplazamiento de las aves también podrían estar determinados por un conjunto de factores además del rastreo de frutos, como la búsqueda de refugio y sitios de nidificación, interacciones con otras aves, comportamiento territorial y riesgo de depredación así como también por el rastreo de alimentos alternativos como insectos (Carnicer *et al.* 2009; Blendinger *et al.* 2012). Precisamente, la mayoría de las especies de aves frugívoras chaqueñas también consumen insectos y, durante los meses de muestreo, están criando sus pichones que necesitan del aporte de proteínas para su correcto desarrollo (Thompson y Willson 1979).

En resumen, los patrones de movimiento de las aves frugívoras registrados en los fragmentos focales podrían estar determinados por una combinación de respuestas comportamentales a un conjunto de características de los fragmentos focales más allá de su área y conectividad estructural que no fueron medidos en este estudio (i.e. oferta y disponibilidad de frutos y otros recursos alimentarios, estructura y cobertura de la vegetación, disponibilidad de refugios y sitios de nidificación, entre otros) y características del contexto espacial de los mismos (i.e. cantidad y calidad de los fragmentos vecinos, tipo de matriz de cultivo, etc.)

Composición del ensamble de aves frugívoras

En todos los fragmentos focales, el Benteveo común y el Naranjero fueron las especies dispersoras que realizaron la mayor cantidad de movimientos desde o hacia los fragmentos vecinos. Sólo en los fragmentos de mayor área se registraron desplazamientos de otras especies de aves dispersoras. Las diferencias en la identidad de las especies de aves frugívoras y dispersoras que se desplazaron desde y hacia cada fragmento focal podrían estar reflejando idiosincrasias comportamentales o decisiones de forrajeo a diferentes niveles de disponibilidad de frutos y otros recursos (i.e. insectos, refugio, sitios de nidificación, etc.) en el paisaje fragmentado. Asimismo, cada especie de ave puede poseer diferentes patrones de desplazamiento de acuerdo a su territorialidad o a diferencias en el riesgo de mortalidad en la matriz de cultivo (Tischendorf y Fahrig 2000).

Patrones de desplazamiento en seis especies de aves dispersoras

Dirección y destino de los desplazamientos

En general, no se encontró un patrón común en la dirección de los desplazamientos de salida de las seis aves dispersoras desde los fragmentos focales y de llegada desde los fragmentos vecinos. Sin embargo, el destino de los desplazamientos de salida de las aves desde algunos fragmentos focales no se distribuyó al azar entre los diferentes fragmentos vecinos. En fragmentos focales pequeños y medianos los desplazamientos de salida de las aves se concentraron hacia fragmentos vecinos de mayor área, mientras que en dos fragmentos grandes los movimientos de salida de las aves estuvieron concentrados hacia un

fragmento pequeño vecino. Como se sugirió en el inciso anterior (**Tasa de desplazamiento de las aves en los fragmentos focales**), los patrones de desplazamientos de las aves dispersoras podrían estar determinados por una combinación de rasgos comportamentales y otras características del paisaje fragmentado como la distancia entre fragmentos, estructura de la vegetación o disponibilidad de frutos en los fragmentos vecinos, entre otros.

Tasa de desplazamiento y distancia de desplazamiento entre fragmentos de las especies

El Benteveo común y el Naranjero presentaron mayores tasas de desplazamiento en comparación con las otras especies de aves, y frecuentemente se movilizaron en bandadas de 2 a 5 individuos. Este comportamiento de vuelo en bandadas podría explicar su alta tasa de desplazamiento, porque cuando una bandada fue observada, cada individuo fue registrado por separado para el cálculo de la tasa de desplazamiento. Es importante destacar que este comportamiento de desplazamiento en bandada podría incrementar la cantidad de semillas dispersadas entre fragmentos contribuyendo al servicio de dispersión en el paisaje fragmentado. Asimismo, la mayor tasa de desplazamiento registrada en ambas especies podría deberse a una mayor habilidad para rastrear la disponibilidad de frutos en el paisaje, y un comportamiento más activo (e.g. mayor frecuencia de vuelo). Varias especies de la misma familia del Naranjero (Thraupidae) son activos frugívoros que pueden desplazarse entre diferentes tipos de vegetación conservada y también degradada (Pizo 2004; De Araújo Gabriel 2005; Pizo y Santos 2011). Por ejemplo, el Celestino común (*T. sayaca*), es una especie clave en numerosos agroecosistemas fragmentados ya que consume numerosas especies de plantas, presenta alta frecuencia de visitas y puede conectar varios elementos del paisaje a través de su servicio de dispersión de semillas (Pizo 2004; De Araújo Gabriel 2005; Pizo y Santos 2011). El Benteveo común es también una especie dispersora generalista que puede utilizar muchos elementos del paisaje, desde pasturas, cercas vivas, árboles aislados hasta fragmentos de bosque (Pizo 2004, 2007; De Araújo Gabriel 2005). Asimismo, el ancho del pico del Benteveo permite que consuma una gran diversidad y abundancia de frutos de diferentes diámetros, frecuentemente regurgitando semillas de diferentes especies simultáneamente (Ortiz-Pulido *et al.* 2000; Francisco y Galetti 2001; Montaldo 2005).

En el paisaje fragmentado estudiado el Benteveo y Naranjero serían importantes dispersores de semillas ya que consumen la mayoría de las especies de plantas ornitócoras que crecen en los fragmentos (Ponce *et al.* 2012; ver también los resultados del análisis de las defecaciones de las aves en el Apéndice 1). Sin embargo, en otros bosques Chaqueños conservados y degradados de Argentina, el Zorzal chalcharero y el Fío fío pico corto (*Elaenia parvirostris*) son las especies dispersoras más comunes (Caziani 1996; Codesido y Bilenca 2004). Existen estudios previos en bosques Chaqueños conservados de Argentina donde se ha encontrado que el Zorzal chalcharero es una de las principales especies dispersoras de semillas (Caziani 1996; Codesido y Bilenca 2004). Asimismo, el Zorzal chalcharero es un visitante muy frecuente de las plantas ornitócoras que crecen en una amplia variedad de hábitats en diferentes paisajes fragmentados (Pizo 2007; Gasperin y Pizo 2009). Por otro lado, varias especies de *Elaenia* son aves dispersoras muy importantes en numerosos paisajes fragmentados y bosques conservados debido a su abundancia, técnicas de manipulación de frutos y alta tasa de consumo de frutos (Pizo 2007; Magrach *et al.* 2012). Inesperadamente, en el paisaje fragmentado estudiado se encontró que los Fíos y el Zorzal chalcharero presentaron bajas tasas de desplazamiento. Posiblemente, la baja tasa de desplazamiento del Zorzal se deba a su baja abundancia en los fragmentos chaqueños estudiados (bajas tasas de captura, para más detalles ver los resultados de Capítulo 1). Por otro lado, los Fíos que fueron bastante capturados en los fragmentos (para más detalles ver los resultados de Capítulo 1), probablemente posean diferentes decisiones de forrajeo y prefieran buscar frutos dentro de los fragmentos más que entre fragmentos o tengan limitados sus movimientos por mayor riesgo de depredación fuera de los fragmentos o comportamientos territoriales que los mantengan dentro de los fragmentos. Magrach *et al.* (2012) encontró resultados similares a los hallados, con una especie emparentada, *E. albiceps* que tuvo limitados sus movimientos de acuerdo a la distancia entre fragmentos y el tipo de matriz. Asimismo, Pizo y Santos (2011) observaron que *E. flavogaster* sólo se desplazó hacia árboles aislados que estuvieron a menos de 20 metros del fragmento de salida.

Finalmente, la baja tasa de desplazamiento observada del Carpintero real podrían estar relacionadas con su baja abundancia (tasa de captura) en los fragmentos (ver resultados del Capítulo 1 para más detalles, aunque tener en cuenta las limitaciones del uso

de redes de niebla para capturar aves grandes que frecuentan los estratos altos del bosque) o diferentes características comportamentales para la búsqueda de frutos en paisajes fragmentados. El Carpintero real es una especie semi-dependiente del bosque (Yabe *et al.* 2010) y es posible que utilice cercas vivas y corredores para moverse entre fragmentos en búsqueda de alimento dentro de los fragmentos (De Araújo Gabriel 2005). El Pepitero de collar también presentó bajas tasas de desplazamiento aunque fue una de las especies más capturadas en los fragmentos (ver resultados del Capítulo 1 para más detalles). Aunque todavía no se han hecho estudios sobre los patrones de desplazamiento del Pepitero, posiblemente sea un ave semi-dependiente del bosque como una especie del mismo género, *Saltator similis*, que utiliza corredores para desplazarse en paisajes fragmentados de Brasil (De Araújo Gabriel 2005).

La distancia de desplazamiento entre fragmentos no varió entre las seis especies dispersoras. Sin embargo, se observaron distancias máximas de desplazamiento entre fragmentos para el Benteveo, el Carpintero real y el Naranjero. Las dos primeras especies poseen la mayor masa corporal entre las especies estudiadas (64 g y 127 g, respectivamente), lo cual puede estar relacionado con una mayor capacidad para volar largas distancias entre fragmentos (Yabe 2009; Lees y Peres 2009).

Es importante considerar que las variaciones en las tasas de desplazamiento entre fragmentos encontradas entre las especies dispersoras seleccionadas también podrían deberse a otros rasgos ecológicos, como diferencias en el riesgo de mortalidad en la matriz de cultivo (Tischendorf y Fahrig 2000). A su vez, es posible que las tasas de desplazamiento y distancias de desplazamiento registradas estén influenciadas por las diferentes probabilidades de detección de las especies. Por ejemplo, aves de pequeño tamaño y poco conspicuas como los Fíos, tendrían menos probabilidades de detección que las otras especies dispersoras.

Conectividad funcional

Los resultados encontrados muestran que las seis especies de aves pueden conectar funcionalmente el fragmento focal con los fragmentos vecinos, pero, específicamente, el Benteveo y el Naranjero pueden promover mayor conectividad funcional (i.e, mayor área

del grafo) mediada por sus mayores tasas de desplazamiento y sus orientaciones de vuelo hacia diversos fragmentos vecinos.

Es probable que las otras especies de aves también posean el potencial para conectar funcionalmente todos los fragmentos mediante su movimiento, pero se necesitan más datos empíricos comparando paisajes con configuraciones espaciales diferentes para evaluarlo. Es importante tener en cuenta que la escala espacial considerada fue pequeña desde la perspectiva de las aves, ya que éstas podrían tener la capacidad de desplazarse a través de mayores distancias entre fragmentos que las registradas en este estudio. Existen evidencias de que los patrones de movimiento de las aves frugívoras y dispersoras y sus consecuencias en la conectividad funcional de los fragmentos de bosque pueden cambiar de acuerdo a la escala espacial considerada (García y Ortiz-Pulido 2004; García y Chacoff 2007). Para futuros estudios sería interesante realizar aproximaciones considerando varias escalas simultáneamente para evaluar los patrones de movimiento de las aves dispersoras y los cambios en la conectividad funcional en diversos paisajes fragmentados.

Consideraciones generales e implicancias para la dispersión de semillas

Las aves frugívoras y dispersoras se desplazaron entre fragmentos más allá del área y conectividad estructural de los fragmentos focales. En particular, las seis especies aves dispersoras estudiadas conectaron funcionalmente los fragmentos a través de sus movimientos. Si se traslada la conectividad funcional del paisaje a conectividad ecológica del proceso de dispersión de semillas, se podría considerar que las seis especies dispersoras, y en especial el Benteveo y el Naranjero tienen un rol importante en promover la dispersión de semillas de las especies de plantas presentes en los fragmentos chaqueños como “conectores móviles”. Para futuras aproximaciones sería importante relacionar estos patrones de desplazamiento de las aves dispersoras con mediciones de la eficiencia de la dispersión de semillas entre fragmentos como ya se ha realizado en estudios recientes (Pizo y Santos 2011; Côrtes y Uriarte 2012 y autores citados en él) para determinar directamente su efecto sobre la dispersión de semillas en ambientes fragmentados.

Los patrones de desplazamiento de las aves frugívoras y dispersoras encontrados enfatizan la importancia de la configuración del paisaje fragmentado chaqueño estudiado

(e.g. fragmentos pequeños entre fragmentos mayores y distancias cortas entre fragmentos) para el mantenimiento de la conectividad funcional. Asimismo, la utilización de la teoría de grafos como una aproximación novedosa y complementaria a la colecta de datos en el campo es necesaria para el entendimiento de la perspectiva de los organismos en estudio y sus implicancias sobre procesos ecológicos como la dispersión de semillas en ambientes fragmentados.

Los resultados obtenidos enfatizan la importancia de comparar los patrones de movimiento entre las diferentes especies de aves dispersoras porque éstas pueden responder diferente a la fragmentación del paisaje, con posibles consecuencias en los patrones espaciales de semillas dispersadas. Sin embargo, los patrones de desplazamientos descritos en este Capítulo son una medida indirecta de la dispersión de semillas entre fragmentos. En consecuencia, en el Capítulo siguiente (Capítulo 3) se evaluará directamente la lluvia de semillas en distintos elementos del paisaje fragmentado con el fin de vislumbrar si también existe una conectividad ecológica del proceso de dispersión por aves.

Bibliografía

- Aide TM, Clark ML, Grau HR, López-Carr D, Levy MA, Redo D, Bonilla-Moheno M, Riner G, Andrade-Núñez MJ, Muñiz M (2012) Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica* doi: 10.1111/j.1744-7429.2012.00908.x
- Awade M, Metzger JP (2008) Using gap-crossing capacity to evaluate functional connectivity of two Atlantic rainforest birds and their response to fragmentation. *Austral Ecol* 33:863–871
- Bélisle M (2005) Measuring landscape connectivity: the challenge of behavioral landscape ecology. *Ecology* 86:1988–1995

- Blendinger PG, Ruggera RA, Núñez Montellano MG, Macchi L, Zelaya PV, Álvarez ME, Martín E, Acosta OO, Sánchez R, Haedo J, Boots M (2012) Fine-tuning the fruit-tracking hypothesis: spatiotemporal links between fruit availability and fruit consumption by birds in Andean mountain forests. *J Anim Ecol* 81:1298–310
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White JSS (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 24: 127–135
- Boscolo D, Metzger JP (2011) Isolation determines patterns of species presence in highly fragmented landscapes. *Ecography* 34:1018–1029
- Boscolo D, Candia-gallardo C, Awade M, Metzger JP (2008) Importance of interhabitat gaps and stepping-stones for Lesser Woodcreepers (*Xiphorhynchus fuscus*) in the Atlantic Forest, Brazil. *Biotropica* 40:273–276
- Burns KC (2002) Seed dispersal facilitation and geographic consistency in bird-fruit abundance patterns. *Glob Ecol Biogeogr* 11:253–259
- Cabido MR, Zak MR (1999) Vegetación del Norte de Córdoba, Secretaría de Agricultura, Ganadería y Recursos Renovables de Córdoba, Córdoba, Argentina
- Cagnolo L, Cabido M, Valladares G (2006) Plant species richness in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina: ecological traits and habitat fragmentation effects. *Biol Conserv* 132:510–519
- Capitanelli, RG (1979). Clima. En: Vázquez JB, Miatello RA, Roqué ME (eds) Geografía física de Córdoba. Editorial Boldt, Buenos Aires, pp 45–138
- Carnicer J, Jordano P, Melián CJ (2009) The temporal dynamics of resource use by frugivorous birds: a network approach. *Ecology* 90:1958–70

- Caziani SM (1996) Interacción plantas-aves dispersoras de semillas en un bosque chaqueño semiárido. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina
- Codesido M, Bilenca D (2004) Variación estacional de un ensamble de aves en un bosque subtropical semiárido del Chaco Argentino. *Biotropica* 36:544–554
- Cordeiro NJ, Howe HF (2003) Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proc Natl Acad Sci U S A* 100:14052–14056
- Côrtes MC, Uriarte M (2012) Integrating frugivory and animal movement: a review of the evidence and implications for scaling seed dispersal. *Biol Rev* doi: 10.1111/j.1469-185X.2012.00250.x
- Dardanelli S, Nores M (2001) Extinción y colonización de aves en fragmentos de bosque de la Provincia de Córdoba, Argentina. *Bol Acad Nac Cienc /Córdoba* 66: 56–60
- Dardanelli S, Nores ML, Nores M (2006) Minimum area requirements of breeding birds in fragmented woodland of Central Argentina. *Divers Distrib* 12: 687– 693
- De Araújo Gabriel V (2005) Uso de cercas-vivas por aves em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica semidecídua. Master Dissertation, Universidade Estadual Paulista, Brasil
- Feinsinger P (2004). El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. Editorial FAN. 243 p.
- Ferreras AE, Torres C, Galetto L (2008) Fruit removal of an invasive exotic species (*Ligustrum lucidum*) in a fragmented landscape. *J Arid Environ* 72:1573–1580
- Francisco MR, Galetti M (2001) Frugivoria e dispersão de sementes de *Rapanea lancifolia* (Myrsinaceae) por aves numa área de cerrado do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil. *Ararajuba* 9:13–19

- Francisco MR, Lunardi VO, Galetti M (2007) Bird attributes, plant characteristics, and seed dispersal of *Pera glabrata* (Schott, 1858), (Euphorbiaceae) in a disturbed cerrado area. *Braz J Biol* 67:627–34
- García D, Chacoff NP (2007) Scale-dependent effects of habitat fragmentation on hawthorn pollination, frugivory, and seed predation. *Conserv Biol* 21:400–11
- García D, Ortiz-Pulido R (2004) Patterns of resource tracking by avian frugivores at multiple spatial scales: two case studies on discordance among scales. *Ecography* 27:187–196
- García D, Zamora R, Amico GC (2010) Birds as suppliers of seed dispersal in temperate ecosystems: conservation guidelines from real-world landscapes. *Conserv Biol* 24:1070–9
- García D, Martínez D, Herrera JM, Morales JM (2012) Functional heterogeneity in a plant-frugivore assemblage enhances seed dispersal resilience to habitat loss. *Ecography* doi:10.1111/j.1600-0587.2012.07519.x
- Gasperin G, Pizo MA (2009) Frugivory and habitat use by thrushes (*Turdus* spp.) in a suburban area in south Brazil. *Urban Ecosyst* 12:425–436
- Gavier GI, Bucher EH (2004) Deforestación de las sierras chicas de Córdoba (Argentina) en el período 1970-1997. *Bol Acad Nac Cienc /Córdoba* 101:1–28
- Graham CH (2001) Factors influencing movement patterns of kelly-billed toucans in a fragmented tropical landscape in southern Mexico. *Conserv Biol* 15:1789–1798
- Hasui É, Da Mota Gomes VS, Silva WR (2007) Effects of vegetation traits on habitat preferences of frugivorous birds in Atlantic rain forest. *Biotropica* 39:502–509
- Herrera JM, García D (2010) Effects of forest fragmentation on seed dispersal and seedling establishment in ornithochorous trees. *Conserv Biol* 24:1089–98

- Lees AC, Peres CA (2009) Gap-crossing movements predict species occupancy in Amazonian forest fragments. *Oikos* 118:280–290
- Lehouck V, Spanhove T, Colson L, Adringa-Davis A, Cordeiro NJ, Lens L (2009a) Habitat disturbance reduces seed dispersal of a forest interior tree in a fragmented African cloud forest. *Oikos* 118:1023–1034
- Lehouck V, Spanhove T, Demeter S, Groot NE, Lens L (2009b) Complementary seed dispersal by three avian frugivores in a fragmented Afrotropical forest. *J Veg Sci* 20:1110–1120
- Lehouck V, Spanhove T, Vangestel C, Cordeiro NJ, Lens L (2009c) Does landscape structure affect resource tracking by avian frugivores in a fragmented Afrotropical forest? *Ecography* 32:789–799
- Lens L, Van Dongen S, Norris K, Githiru M, Matthysen E (2002) Avian persistence in fragmented rainforest. *Science* 298:1236–1238
- Lenz J, Fiedler W, Caprano T, Friedrichs W, Gaese BH, Wikelski M, Böhning-Gaese K (2011) Seed-dispersal distributions by trumpeter hornbills in fragmented landscapes. *P Roy Soc B-Biol Sci* 278:2257–2264
- Legendre P, Legendre L (1998). *Numerical Ecology*, second English ed. Elsevier Science BV, Amsterdam.
- Lloyd H, Marsden SJ (2011) Between-patch bird movements within a high-andean polylepis woodland/matrix landscape: implications for habitat restoration. *Restor Ecol* 19:74–82
- Lundberg J, Moberg F (2003) Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems* 6:87–98

- Luti R, Bertrán M, Galera M, Muller N, Berzal M, Nores M, Herrera M, Barrera JC, (1979). Vegetación. En: Vázquez J, Miatello R, Roqué M (eds) Geografía Física de la Provincia de Córdoba. Editorial Boltdt, Buenos Aires, pp 268–297
- Magrath A, Larrinaga AR, Santamaría L (2012) Effects of matrix characteristics and interpatch distance on functional connectivity in fragmented temperate rainforests. *Conserv Biol* 26:238–247
- Markl JS, Schleuning M, Forget PM, Jordano P, Lambert JE, Traveset A, Wright SJ, Böhning-Gaese K (2012) Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conserv Biol* 26:1072-1081
- Martensen AC, Pimentel RG, Metzger JP (2008) Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: Implications for conservation. *Biol Conserv* 141:2184–2192
- McGarigal K, Marks BJ, Holmes C, Ene E (2002) FRAGSTATS: Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available from www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html (acceso Noviembre 2011)
- Moglia G, Gimenez AM (1998) Rasgos anatómicos característicos del hidrosistema de las principales especies arbóreas de la región Chaqueña Argentina. *Invest Agrar-Sist R* 7:41–53
- Montaldo NH (2005) Aves frugívoras en un relicto de la selva subtropical ribereña en Argentina: manipulación de frutos y destino de las semillas. *Hornero* 20:163–172
- Neu CW, Byers CR, Peek JM (1974) A technique for analysis of utilization availability data. *J Wildlife Manage* 38: 541–545
- Noir FA, Bravo S, Abdala R (2002) Mecanismos de dispersión de algunas especies de leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano. *Quebracho* 9:140–150

- Ortiz-Pulido R, Laborde J, Guevara S (2000) Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica* 32:473–488
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Development Core Team (2013). *Nlme: linear and nonlinear mixed effects models*. R package version 3.1-108
- Pizo MA (2004) Frugivory and habitat use by fruit-eating birds in a fragmented landscape of southeast Brazil. *Ornitol Neotrop* 15:117–126
- Pizo MA (2007) frugivory by birds in degraded areas of brazil. En: Dennis AJ (ed) *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*. CAB International, pp 615–627
- Pizo MA, Santos BTP (2011) Frugivory, post-feeding flights of frugivorous birds and the movement of seeds in a brazilian fragmented landscape. *Biotropica* 43:335–342
- Ponce AM, Grilli G, Galetto L (2012) Frugivoría y remoción de frutos ornitócoros en fragmentos del bosque chaqueño de Córdoba (Argentina). *Bosque* 33:33–41
- Price OF, Woinarski JCZ, Robinson D (1999) Very large area requirements for frugivorous birds in monsoon rainforests of the Northern Territory, Australia. *Biol Conserv* 91:169–180
- Redford KH, Taber A, Simonetti JA (1990) There is more to biodiversity than the Tropical Rain Forests. *Conserv Biol* 4:9–11
- Remsen JV, Cadena CD, Jaramillo A, Nores M, Pacheco JF, Pérez-Emán J, Robbins MB, Stiles FG, Stotz DF, Zimmer KJ. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. Disponible en <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html> (acceso Diciembre 2012)
- Rey PJ (2009) Spatio-Temporal Variation in Fruit and Frugivorous Bird Abundance in Olive Orchards. *Ecology* 76:1625–1635

- Rodríguez-Cabal MA, Aizen MA, Novaro AJ (2007) Habitat fragmentation disrupts a plant-disperser mutualism in the temperate forest of South America. *Biol Conserv* 139:195–207
- Sánchez Hümöller HL (2009) Remoción de frutos de *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm. por aves en un gradiente de fragmentación dentro del Bosque chaqueño. Tesis de grado, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina
- Saracco JF, Collazo J a, Groom MJ (2004) How do frugivores track resources? Insights from spatial analyses of bird foraging in a tropical forest. *Oecologia* 139:235–45
- Tischendorf L, Fahrig L (2000) On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90:7–19
- Tálamo A, Trucco CE, Caziani SM (2009) Vegetación leñosa de un camino abandonado del Chaco semiárido en relación a la matriz de vegetación circundante y el pastoreo. *Ecol Austral* 19:157–165
- Tálamo A, Lopez de Casenave J, Núñez-regueiro M, Caziani SM (2013) Regeneración de plantas leñosas en el Chaco semiárido argentino: relación con factores bióticos y abióticos en micrositios creados por el aprovechamiento forestal. *Bosque* 34:53–62
- Uezu A, Beyer DD, Metzger JP (2008) Can agroforest woodlots work as stepping stones for birds in the Atlantic forest region? *Biodiv Conserv* 17:1907–1922
- Uriarte M, Anciães M, Da Silva MTB, Rubim P, Johnson E, Bruna EM (2011) Disentangling the drivers of reduced long-distance seed dispersal by birds in an experimentally fragmented landscape. *Ecology* 92:924–937
- Varela RO (2004) Frugivoría y dispersión de semillas por 13 especies de vertebrados del Chaco Salteño, Argentina. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina

Vidaurre M, Pacheco LF, Roldán AI (2006) Composition and abundance of birds in Andean alder (*Alnus acuminata*) patches with past and present harvest in Bolivia. *Biol Conserv* 132:12–21

Yabe RDS (2009) Birds of Pantanal forest patches and their movements among adjacent habitats. *Rev Bras Ornit* 17:163–172

Yabe RDS, Marques EJ, Marini MÁ (2010) Movements of birds among natural vegetation patches in the Pantanal, Brazil. *Bird Conserv Int* 20:400–409

Zak MR, Cabido M, Hodgson JG (2004) Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future?. *Biol Conserv* 120:589–598

Capítulo 3

Lluvia de semillas dispersadas por aves en un paisaje fragmentado de bosque Chaqueño

Introducción

La lluvia de semillas es la cantidad total de semillas que llegan a un hábitat durante un determinado periodo de tiempo e incluye tanto semillas que caen de la planta madre como aquéllas que son dispersadas por diferentes agentes abióticos y bióticos (Harper 1977 en Melo *et al.* 2006). En consecuencia, es un proceso esencial para la colonización de nuevas áreas, regeneración y dinámica de los bosques y puede determinar la demografía y estructura de las comunidades de plantas (Hardesty y Parker 2002; Norden *et al.* 2007).

La fragmentación y degradación de bosques puede afectar la lluvia de semillas repercutiendo directamente sobre la regeneración de las comunidades vegetales (Melo *et al.* 2006, 2010; Zamora y Montagnini 2007; Herrera y García 2010; Knörr y Gottsberger 2012; McConkey *et al.* 2012). En los agroecosistemas altamente modificados, los fragmentos de bosque suelen ser la única fuente de semillas para la regeneración de las especies nativas por lo que el movimiento de semillas desde y entre fragmentos se convierte en un proceso crucial (Wunderle 1997; Martínez-Garza y González-Montagutt 1999; Benayas *et al.* 2008). Sin embargo, actualmente existen pocos trabajos que evalúen la densidad y composición de la lluvia de semillas en fragmentos de bosque (Melo *et al.* 2006; Knörr y Gottsberger 2012). Knörr y Gottsberger (2012) encontraron que la composición de la lluvia de semillas varió entre fragmentos, ya que en aquéllos de menor área predominaron especies con semillas pequeñas y pioneras en comparación con los fragmentos mayores en donde se registraron más especies arbóreas con semillas grandes. Por otro lado, Melo *et al.* (2006) observaron una mayor densidad en la lluvia de semillas en los bordes de un fragmento de bosque tropical en comparación con el interior.

En particular, la lluvia de semillas dispersadas por aves (i.e. un subconjunto de la lluvia de semillas general) puede modificarse en ambientes fragmentados debido a cambios en la abundancia, diversidad y comportamiento de alimentación de sus dispersores y a cambios en la disponibilidad de frutos en el paisaje (Melo *et al.* 2006, 2010; Pejchar *et al.* 2008; García *et al.* 2010; Herrera y García 2010). García *et al.* (2010) encontraron una relación positiva entre la lluvia de semillas dispersadas y la abundancia de aves frugívoras en paisajes de bosques templados con diferente grado de degradación y disponibilidad de frutos. Estos autores también observaron que la cobertura leñosa y disponibilidad de frutos serían factores claves que condicionan la lluvia de semillas dispersadas por aves en los paisajes degradados (García *et al.* 2010). Asimismo, Melo *et al.* (2006) estudiaron la lluvia de semillas en sólo un fragmento de Mata Atlántica y hallaron una menor cantidad de semillas dispersadas por animales (aves y murciélagos) en el borde en comparación con el interior del fragmento indicando una posible reducción en la dispersión biótica en los bordes. Finalmente, Herrera y García (2010) encontraron que la lluvia de semillas dispersadas por aves disminuyó en áreas con menor cobertura de vegetación en un paisaje fragmentado de bosque templado. No obstante, aún no se han realizado estudios que consideren otras características de la configuración del paisaje como ser fragmentos de distinta área y conectividad estructural, y que específicamente, evalúen cambios en la densidad y composición de la lluvia de semillas dispersadas por aves.

En los diversos agroecosistemas del mundo no sólo son frecuentes los fragmentos de bosque sino también se suelen encontrar árboles aislados inmersos en la matriz (Guevara y Laborde 1993; Galindo-González *et al.* 2000; Manning *et al.* 2006; Herrera y García 2009). Estos árboles son denominados legados biológicos porque son elementos que persisten luego de un disturbio y suelen ser piezas claves en el paisaje debido a que su contribución al funcionamiento del ecosistema es muy grande en relación a su baja biomasa y a la pequeña superficie que ocupan (Franklin *et al.* 2000; Manning *et al.* 2006). Los árboles aislados cumplen funciones ecológicas a diferentes escalas espaciales, a una escala local pueden aumentar los nutrientes del suelo debajo de su copa, la diversidad de especies de plantas y servir de hábitat para diferentes especies de animales (Manning *et al.* 2006 y autores allí citados). Asimismo, a una escala de paisaje, los árboles aislados pueden cumplir otros roles

ecológicos como aumentar la conectividad para los animales que se desplazan en el paisaje y servir como puntos focales de llegada de semillas dispersadas por aves y murciélagos con importantes implicancias para la regeneración y restauración de bosques en ambientes degradados (Duncan y Chapman 1999; Manning *et al.* 2006; Herrera y García 2009).

En bosques tropicales y templados fragmentados los árboles aislados suelen ser especies que poseen dispersión biótica por aves y murciélagos (Guevara y Laborde 1993; Galindo-González *et al.* 2000; Herrera y García 2009). Para estos animales los árboles aislados podrían servir como una fuente de alimento y, por lo tanto, representar un foco de atracción mayor en comparación con otras especies de árboles que sólo son utilizadas como posaderos o perchas vivas. Existen numerosos trabajos que evalúan la lluvia de semillas dispersadas por aves y murciélagos en árboles aislados de especies que son consumidas por los mismos (Guevara y Laborde 1993; Galindo-González *et al.* 2000; Herrera y García 2009), pero hasta el momento pocos estudios han comparado la lluvia de semillas entre estos árboles y otras especies que no poseen dispersión biótica (Slocum y Horvitz 2000; Carrière *et al.* 2002). Slocum y Horvitz (2000) evaluaron la lluvia de semillas de árboles con frutos ornitócoros y con frutos secos y encontraron una mayor densidad de semillas dispersadas debajo de los primeros. Por el contrario, Carrière *et al.* (2002) observaron una alta densidad de semillas dispersadas tanto en árboles aislados con dispersión biótica como en aquéllos con otro tipo de dispersión.

La densidad y composición de la lluvia de semillas dispersadas que llega a los árboles aislados podría ser una muestra representativa de las semillas que son dispersadas en los fragmentos o en bosques conservados (Guevara y Laborde 1993). Herrera y García (2009) encontraron que la densidad de la lluvia de semillas dispersadas por aves fue similar entre árboles ornitócoros aislados y aquéllos dentro de los fragmentos de bosque templado cuando existió una baja oferta de frutos en el paisaje, sugiriendo que ambos tipos de árboles cumplen un rol equivalente para las aves que buscan alimento. Sin embargo, cuando existió una mayor oferta de frutos en el paisaje, la densidad de la lluvia de semillas dispersadas por aves fue menor debajo de los árboles aislados en comparación con aquéllos dentro de los fragmentos (Herrera y García 2009).

En el bosque Chaqueño, la dispersión de semillas por aves es un proceso frecuente tanto en sitios conservados como en paisajes fragmentados (Caziani 1996; Varela 2004; Ferreras *et al.* 2008; Sánchez Hümöller 2009; Ponce *et al.* 2012) pero todavía no existen estudios enfocados en los patrones espaciales y temporales de la lluvia de semillas dispersadas.

En el capítulo anterior se encontró que la mayoría de las especies de aves frugívoras tienen la capacidad de conectar funcionalmente los fragmentos mediante su movimiento con posibles implicancias en la dispersión de semillas de las especies que consumen. En este capítulo se evalúa directamente la lluvia de semillas en el paisaje fragmentado con el fin de vislumbrar si existe una conectividad ecológica del proceso de dispersión por aves. Se analiza la lluvia de semillas dispersadas por aves en distintos elementos del paisaje: fragmentos y árboles aislados en la matriz de cultivo. La llegada de semillas dispersadas por aves a los árboles aislados sería un resultado clave para determinar la existencia de un movimiento de semillas y de una conectividad ecológica del proceso de dispersión en el paisaje fragmentado.

Por un lado, se evalúa cómo difiere la densidad y composición de la lluvia de semillas dispersadas por aves entre fragmentos de distinta área y conectividad estructural. Es de suma importancia establecer si existen variaciones en la densidad y composición de la lluvia de semillas entre los fragmentos ya que pueden ser determinantes de la futura composición de especies y estructura de la comunidad de plantas ornitócoras presentes en los fragmentos. Por otro lado, se compara la composición y densidad de la lluvia de semillas entre árboles de “Tala”(*Celtis ehrenbergiana*) y “Algarrobo”(*Prosopis spp.*) inmersos en los fragmentos y aislados en la matriz de cultivo para determinar si las semillas debajo de los árboles aislados son una muestra representativa de la lluvia de semillas que llega a los fragmentos. Finalmente, se analiza la lluvia de semillas entre los árboles aislados de Tala (especie ornitócora) y Algarrobo (no ornitócora) con el fin de establecer si alguna de las dos especies es más efectiva como foco de concentración de semillas dispersadas por aves.

El conocimiento de los patrones de la lluvia de semillas en los distintos elementos estructurales del paisaje fragmentado y, en especial, en los árboles aislados es de suma importancia para evaluar sus posibles usos como focos de concentración de semillas y

núcleos de restauración pasiva en ambientes degradados y fragmentados de bosque Chaqueño (Wunderle 1997; Pausas *et al.* 2006; Benayas *et al.* 2008).

Metodología

Para evaluar la densidad y composición de la lluvia de semillas dispersadas por aves en los 8 fragmentos (7 fragmentos seleccionados para los objetivos anteriores y 1 nuevo fragmento de menor área, ver en Introducción general) se utilizaron colectores de semillas de tela “voile” de 50x50cm (0,25m²) sostenidos por cuatro caños de hierro de 50cm de altura y con un elástico cocido en el medio sujeto al suelo por medio de una estaca para evitar pérdidas de las muestras por tormentas o vientos fuertes (Figura 1). Éstos fueron ubicados siempre debajo de árboles o arbustos teniendo en cuenta que las aves los utilizan de perchas para defecar, asimismo se identificó la especie de cada árbol o arbusto ubicado sobre los colectores. Dentro de cada fragmento se colocaron colectores dispuestos de a cuatro a una distancia de 25 metros entre sí formando un cuadrado o parcela (25x25 m²). Esta disposición de los colectores en parcelas facilita la colecta de datos y asegura la independencia de los datos obtenidos de cada colector. La cantidad de colectores varió según el área de los fragmentos, se colocaron más colectores en fragmentos de mayor área para representar mejor la superficie total de cada fragmento (Tabla 1). La disposición espacial de las parcelas en cada fragmento fue determinada antes de ir al campo mediante la utilización de imágenes satelitales donde se marcaron puntos en los fragmentos procurando representar todas las situaciones (borde, centro) y que estuvieran distantes entre sí aproximadamente 100 metros (salvo para los fragmentos menores en donde la distancia entre parcelas fue de aproximadamente 50 metros). Estos puntos fueron ubicados en el campo mediante la utilización de un GPS y en ellos se establecieron las parcelas.

Asimismo, se colocaron colectores de semillas en árboles aislados (grupos de 1 a 4 árboles en la matriz de cultivo). Se utilizó un colector por árbol aislado en siete árboles de Tala y seis de Algarrobo.

Los colectores fueron revisados y su contenido recogido cada dos meses aproximadamente, entre enero y octubre del 2011. La temporada muestreada abarcó la

fenología de fructificación de prácticamente todas las especies ornitócoras. Las muestras recogidas fueron posteriormente analizadas en el laboratorio para separar la hojarasca y los frutos intactos de las semillas dispersadas por aves. Se consideraron “semillas dispersadas por aves” a las semillas que se encontraron dentro de heces y/o regurgitados y también a las semillas que se encontraron solas y libres de pulpa. Las semillas dispersadas por aves fueron identificadas utilizando una colección de referencia de las especies de plantas ornitócoras presentes en los fragmentos. Se calculó la densidad total de semillas dispersadas por aves (número de semillas/ 0,25 m²) y la densidad de semillas heteroespecíficas (i.e. especies diferentes a la especie de árbol/es ubicado/s arriba del colector). La separación de las semillas heteroespecíficas se realizó con el fin de diferenciar las que efectivamente son dispersadas de aquéllas que sólo son consumidas en el árbol o en los árboles encima del colector (Slocum y Horvitz 2000; Carrière *et al.* 2002). También se determinó la composición de la lluvia de semillas dispersadas por aves en cada fragmento y árbol aislado.

Tabla 1. Cantidad de colectores de semillas y superficie cubierta por los colectores en los 8 fragmentos de Bosque Chaqueño de diferente área.

Área del fragmento (ha)	Nº de colectores de semillas	Superficie cubierta por colectores(m²)
0,57	8	2
0,73	12	3
1,38	12	3
4,14	20	5
5,28	20	5
13,65	40	10
15,11	40	10
2493,36	88	22



Figura 1. Fotografías que ilustran la metodología utilizada para coleccionar la lluvia de semillas dispersadas por aves en 8 fragmentos de bosque Chaqueño. **a)** Colector de voile de 50x50 cm sostenido por cuatro caños de hierro (50 cm) con un elástico en el medio sujeto al suelo por una estaca para evitar pérdidas de las muestras por tormentas o vientos fuertes; **b)** colector de voile con muestra de lluvia de semillas y hojas; **c)** ubicación del colector debajo de un árbol en un fragmento; **d)** ubicación del colector debajo de un Algarrobo aislado en la matriz de cultivo; **e)** muestra con regurgitado de ave con semillas en el colector; **f)** muestra obtenida de un colector con hojas y semillas para ser separadas en el laboratorio; **g)** defecación de ave con semillas separada de la muestra; **h)** frutos caídos naturalmente y semillas dispersadas por aves encontrados en una muestra de un colector separadas para ser identificadas y cuantificadas.

Análisis estadísticos

Lluvia de semillas en los fragmentos

Densidad

Se usaron modelos generales lineales mixtos (GLMs) para evaluar si la densidad de la lluvia de semillas dispersadas por aves total y heteroespecífica ($\log_{10} \text{densidad} + 1$) se relaciona con el área (transformada con $\log_{10}(x + 1)$) y conectividad estructural (índice Proximity) de los ocho fragmentos. Algunas variables fueron transformadas con \log_{10} para cumplir con los supuestos de normalidad de los residuos y homogeneidad de la varianza. Las variables fueron incorporadas al modelo como efectos fijos (no existió una correlación significativa entre las variables), y *sitio* fue incorporado como un efecto aleatorio porque existieron medidas repetidas en el tiempo -diferentes colectas de la lluvia de semillas cada 2 meses durante 9 meses -que no son independientes. Se evaluó la significación de la estimación de los parámetros de los efectos fijos de los modelos con un test t que es más robusto que el test de verosimilitud cuando los tamaños muestrales son pequeños (Bolker *et al.* 2009). Los modelos lineales mixtos fueron ajustados con el método de máxima verosimilitud y realizados usando el paquete nlme (Pinheiro *et al.* 2013) en el programa R 2.15.2 (RDevelopment Core Team, 2012).

Composición

Se caracterizó la composición de la lluvia de semillas de especies de plantas dispersadas por aves en cada fragmento mediante la realización de gráficos de rango-abundancia donde se representan las especies ordenadas de mayor a menor según su densidad (número de semillas/0,25 m²). Los gráficos de rango-abundancia reflejan la composición de especies de la lluvia de semillas dispersadas en cada fragmento y la dominancia numérica (mayor cantidad de semillas) de algunas especies (Feinsinger 2004; Vidaurre *et al.* 2006; Tálamo *et al.* 2009; Tálamo *et al.* 2013).

Densidad y composición de semillas entre árboles aislados y árboles dentro de los fragmentos

Para comparar la densidad de semillas heteroespecíficas entre los árboles de Tala y Algarrobo aislados y presentes en cada fragmento se realizaron test no paramétricos de Wilcoxon. Se utilizaron sólo 7 de los 8 fragmentos de bosque, el fragmento de mayor área fue excluido de los análisis porque se perdieron muchos colectores debajo de los Talas y Algarrobos durante la temporada muestreada. Se utilizaron test no paramétricos debido a que los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad de los residuos y homogeneidad de la varianza.

Se realizaron curvas rango-abundancia para comparar la composición de la lluvia de semillas heteroespecíficas dispersadas por aves entre los árboles de Tala y Algarrobo aislados y ubicados dentro de los fragmentos.

Densidad y composición de semillas en árboles aislados de Tala y Algarrobo

Se realizaron test no paramétricos de Wilcoxon para comparar la densidad de la lluvia de semillas heteroespecíficas entre los árboles aislados de Tala, una especie ornitócora y Algarrobo una especie con frutos no ornitócoros. Se utilizaron test no paramétricos debido a que los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad de los residuos y homogeneidad de la varianza.

Se realizó un Análisis de similitud (ANOSIM) para comparar la composición de la lluvia de semillas dispersadas por aves entre los árboles aislados de Tala y Algarrobo. El ANOSIM es un test no paramétrico de permutaciones que usa el test estadístico (R) para comparar el nivel de similitud entre grupos (árboles de Tala y Algarrobo) (Clarke 1993, Clarke & Warwick 1998) El valor de R varía entre -1 y +1, las diferencias entre grupos se muestran con valores de $R > 0$, indicando que la composición de la lluvia de semillas es más diferente entre árboles de Tala y Algarrobo que dentro de cada árbol. La significancia estadística del test de ANOSIM se determinó mediante la comparación con valores obtenidos en la randomización de Monte Carlo con 9999 permutaciones y se utilizó el índice de similitud de Bray-Curtis. El análisis se realizó con el programa Past (versión 2.16).

También se realizaron curvas rango-abundancia para comparar visualmente la composición de la lluvia de semillas heteroespecíficas dispersadas por aves entre los árboles aislados de Tala y Algarrobo.

Resultados

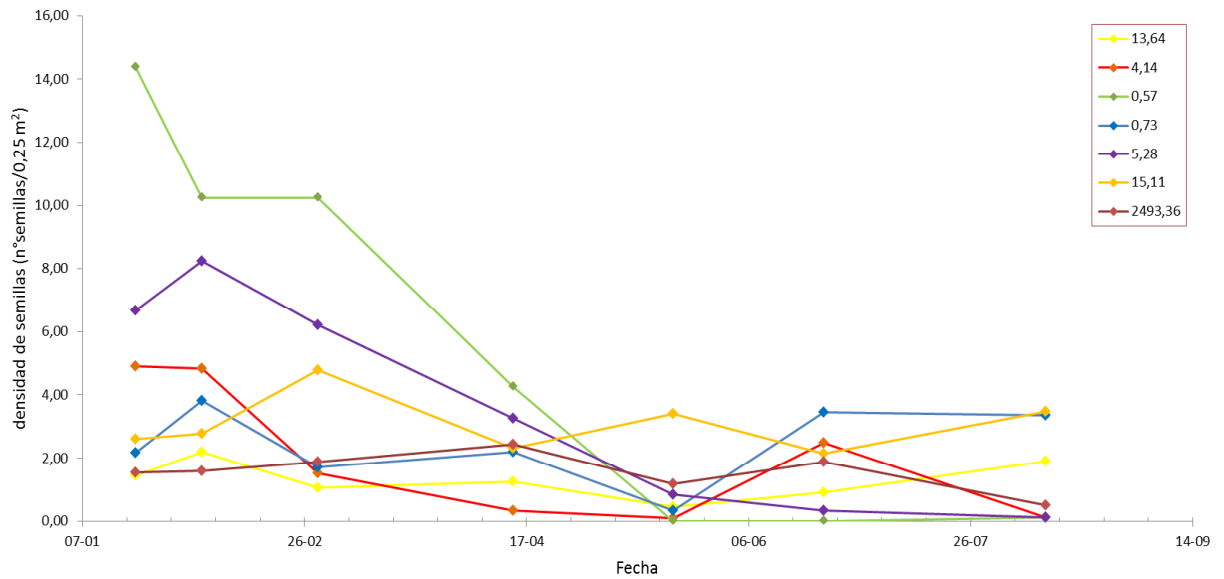
Lluvia de semillas en los fragmentos

Patrones generales

Durante los 9 meses de registro de la lluvia de semillas en los 8 fragmentos se recolectaron 3.171 semillas dispersadas por aves de 17 especies de plantas ornitócoras, de las cuales 3 son especies exóticas (*Ligustrum lucidum*, *Lantana camara* y *Morus spp.*). Se encontró una densidad promedio de 3 y 1,5 semillas/0,25 m² dispersadas totales y heteroespecíficas, respectivamente (para más detalles ver en la Tabla 1 en Apéndice IV).

El patrón de la densidad de semillas dispersadas total y heteroespecíficas varió durante los meses de colecta siendo mayor durante los meses de verano (Figura 2). Asimismo, la densidad de semillas dispersadas durante los nueve meses de muestreo varió entre los fragmentos, siendo mayor en algunos fragmentos de menor área (Figura 2).

a) Densidad de semillas



b) Densidad de semillas heteroespecíficas

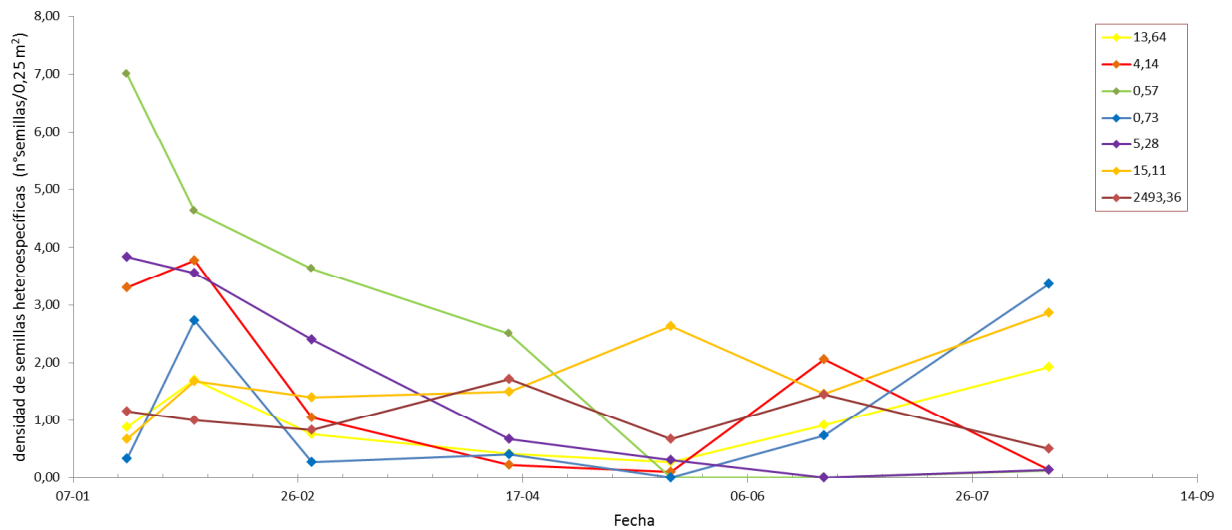


Figura 2. Densidad de la lluvia de semillas dispersadas por aves (número de semillas/0,25m²) **a)** total y **b)** heteroespecífica (i.e. especies diferentes a la especie de árbol ubicado arriba del colector) registrada durante 9 meses en los 8 fragmentos de bosque Chaqueño de distinta área (ha) representados por las líneas de diferentes colores.

Densidad de semillas

La densidad de semillas total y heteroespecífica dispersadas por aves no estuvo relacionada linealmente con el área de los 8 fragmentos ni con la conectividad estructural de los mismos (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados de los modelos generales lineales mixtos de la relación entre la densidad de semillas dispersadas por aves total y heteroespecíficas con el área y conectividad estructural (índice Proximity) de los 8 fragmentos de bosque Chaqueño.

Variable de Respuesta	Efectos Fijos	Estimación ± ES	g.l.	t-valor	p*
Densidad de semillas total ^a	Intercepción	0,504±0,055	49	9,165	0,000
	Índice Proximity	-0,000012±0,0003	5	-0,347	0,743
	Área del fragmento ^b	-0,0168±0,0531	5	-0,317	0,764
Densidad de semillas heteroespecíficas ^a	Intercepción	0,347±0,044	49	7,853	0,000
	Índice Proximity	-0,00001±0,00003	5	-0,482	0,650
	Área del fragmento ^b	0,004±0,043	5	0,104	0,921

*p < 0,05 indica diferencias significativas

^a Logaritmo₁₀ densidad de semillas dispersadas por aves (x+ 1)

^b Logaritmo₁₀ área del fragmento (x + 1)

Composición de semillas

En la mayoría de los fragmentos la composición de la lluvia de semillas dispersadas por aves no fue equitativa, es decir que algunas especies de plantas presentaron una mayor densidad.

Las semillas de las especies de plantas nativas arbóreas y arbustivas fueron las que predominaron en la lluvia de semillas dispersadas por aves y variaron en cuanto a su ocurrencia y densidad en los fragmentos. En general, se encontró una mayor densidad de

semillas de Tala y Tumiñico (*Lycium cestroides*) en todos los fragmentos (Figura 3). Asimismo, se encontraron semillas de Coco (*Zanthoxylum coco*) y de Moradillo (*Schinus fasciculatus*) en densidades intermedias a altas en todos los fragmentos seleccionados. Por otro lado, sólo en algunos fragmentos de mayor área (Figura 3.4, 3.6, 3.7 y 3.8) se hallaron semillas de Molle de beber (*Lithrea molleoides*) y en general su densidad fue baja, salvo en el fragmento de mayor área (Figura 3.8). Finalmente, se encontraron semillas de Piquillín (*Condalia* spp.) dispersadas por aves en densidades bajas a intermedias sólo en algunos fragmentos de tamaños medio y grande (Figura 3.3, 3.5, 3.7 y 3.8).

Cabe destacar que en todos los fragmentos se registraron semillas dispersadas de especies de plantas exóticas, dos del estrato arbóreo, Mora (*Morus* spp.) y Siempreverde (*Ligustrum lucidum*) y una especie arbustiva, la Bandera española (*Lantana camara*). Las semillas de Mora y Siempreverde se encontraron en más de la mitad de los fragmentos en densidades variables (Figura 3.2 a 3.8). Las semillas de Bandera española presentaron densidades medias a altas en la mayoría de los fragmentos, salvo en el de menor área (Figura 3).

Finalmente, las semillas dispersadas de la enredadera *Passiflora morifolia* se encontraron en la mayoría de los fragmentos en densidades medias a altas (Figura 3). Las otras especies de enredaderas y herbáceas (*Passiflora caerulea* y *Rivina humilis*) se encontraron sólo en algunos pocos fragmentos de mayor área con densidades bajas (Figura 3.6 a 3.8).

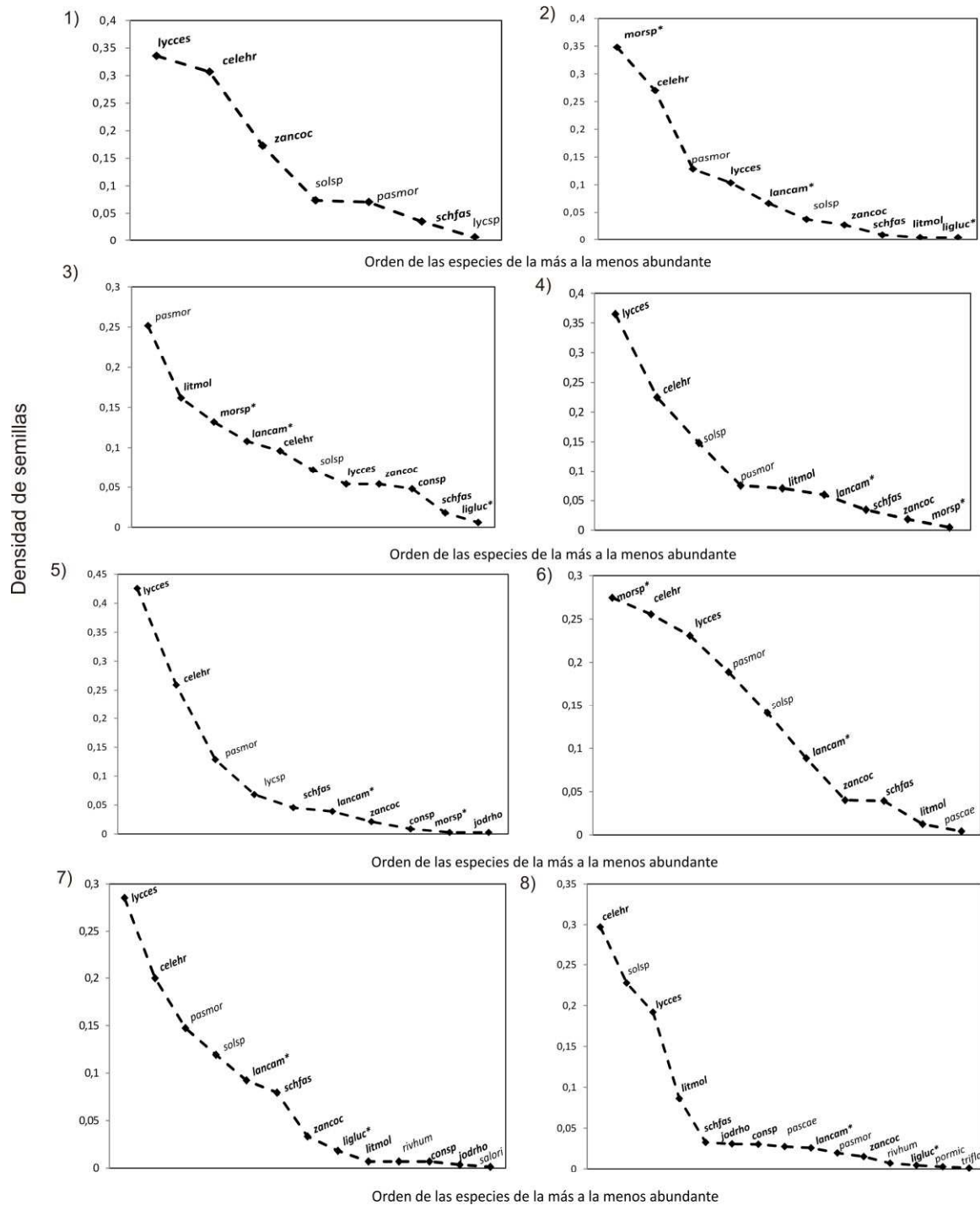


Figura 3. Curvas rango-abundancia de la composición de la lluvia de semillas totales dispersadas por aves (densidad: número de semillas en 0,25 m²) en los 8 fragmentos de bosque Chaqueño, ordenados de menor a mayor según su área (ha) e índice Proximity de conectividad estructural: 1) 0,57 ha; 1,06 2) 0,73 ha, 15,47; 3) 1,38 ha, 973,92; 4) 4,14 ha, 1811,75; 5) 5,28 ha, 3419,68; 6) 13,65 ha, 661,67; 7) 15,11 ha; 18,86 8) 2493,36 ha, 4086,61. En **negrita** se destacan las especies de plantas arbóreas y arbustivas: **celehr**: *Celtis ehrenbergiana*, **zancoc**: *Zanthoxylum coco*, **litmol**: *Lithrea molleoides*, **solsp**: Solanácea spp., **pasmor**: *Passiflora morifolia*, **pascae**: *P. caerulea*, **schfas**: *Schinus fasciculatus*, **lancam***: *Lantana camara*, **consp**: *Condalia sp.*, **ligluc***: *Ligustrum lucidum*, **rivhum**: *Rivina humilis*, **lyceces**: *Lycium cestroides*, **lycsp**: *Lycium spp.*, **trifla**: *liga blanca*, **pormic**: *Porlieria microphylla*, **morsp***: *Morus spp.*, **jodrho**: *Jodinia rhombifolia*. Las especies con (*) son exóticas

Densidad y composición de semillas en los árboles aislados y árboles dentro de los fragmentos

La densidad de semillas heteroespecíficas dispersadas por aves debajo de los árboles aislados de Tala y Algarrobo fue mayor en comparación con la densidad de semillas encontrada en los árboles de las mismas especies dentro de cuatro fragmentos de bosque de diferente área (Tabla 3).

Tabla 3. Densidad de semillas heteroespecíficas dispersadas por aves (número de semillas/0,25 m²) encontrada en árboles de Tala (*Celtis ehrenbergiana*) y Algarrobo (*Prosopis* spp.) aislados y dentro de cada uno de los 7 fragmentos. Se presentan promedio ± desvío estándar, mediana (en **negrita**) y número de árboles entre paréntesis y los estadísticos del test no paramétricos de Wilcoxon.

Aislados	Área del fragmento (ha)						
	0,57	0,73	1,38	4,14	5,28	13,65	15,11
52,00±95,76	9,33±7,09	11,20±16,89	5,5±7,77	14±25,42	6,8±10,02	9,461±12,51	6,4±6,98
21(13)	7,50(6)	6,00(5)	1,00(6)	1,00(5)	3,00 (15)	2,00 (13)	3,00(24)
	W=47	W=34	W=34	W=32	W=242	W=220	W=331
	p=0,270	p=0,196	p=0,019*	p=0,133	p=0,013*	p=0,022*	p=0,017*

*indica diferencias significativas p<0,05

La composición de semillas heteroespecíficas dispersadas debajo de Talas y Algarrobos varió entre árboles dentro de fragmentos y árboles aislados. En los árboles ubicados dentro de los fragmentos la composición de especies de la lluvia de semillas fue más equitativa (Figura 5). En los árboles aislados se encontró dominancia de especies de Solanáceas (*Solanácea* spp.) en la lluvia de semillas y las restantes especies presentaron densidades medias similares (Figura 5).

La mayoría de las especies arbóreas y arbustivas nativas se encontraron tanto en la lluvia de semillas debajo de árboles aislados como de los ubicados dentro de los fragmentos y presentaron densidades intermedias a altas (Figura 5). Sin embargo, en los árboles aislados no se encontraron semillas dispersadas de algunas especies arbóreas-arbustivas nativas como

el Piquillín (*Condalia* spp.) y exóticas como el Siempreverde (*Ligustrum lucidum*) (Figura 6). Finalmente, sólo en los árboles aislados se encontraron semillas dispersadas de la planta semiparásita Liga blanca (*Tripodanthus flagellaris*).

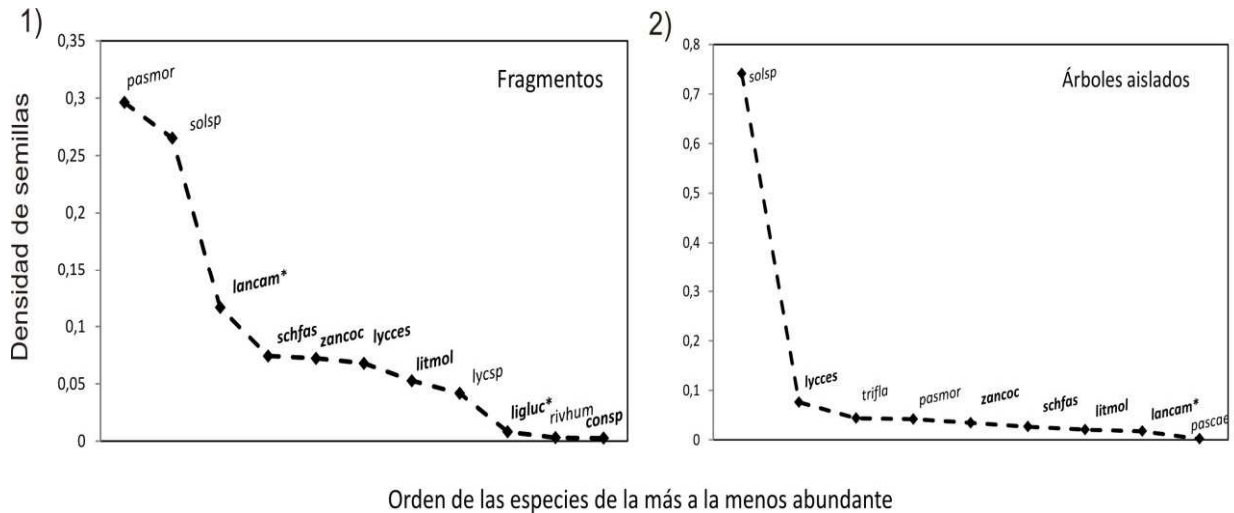


Figura 5. Curvas rango-abundancia de la composición de la lluvia de semillas heteroespecíficas dispersadas por aves (densidad: número de semillas en 0,25 m²) encontradas debajo de: **1)** Talas (*Celtis erhenbergiana*) y **2)** Algarrobos (*Prosopis* spp.) aislados y dentro de los 7 fragmentos. En **negrita** se destacan las especies de plantas arbóreas y arbustivas: **zancoc:** *Zanthoxylum coco*, **litmol:** *Lithrea molleoides*, **solsp:** Solanácea spp., **pasmor:** *Passiflora morifolia*, **pascae:** *P.caerulea*, **schfas:** *Schinus fusciculatus*, **lancam*:** *Lantana camara*, **consp:** *Condalia* sp., **ligluc*:** *Ligustrum lucidum*, **rivhum:** *Rivina humilis*, **lycces:** *Lycium cestroides*, **lycsp:** *Lycium* sp., **trifla:** *Tripodanthus flagellaris*, **morsp*:** *Morus* sp., **jodrho:** *Jodinia rhombifolia*. Las especies con (*) son exóticas.

Densidad y composición de semillas debajo de árboles aislados de Tala y Algarrobo

En los árboles aislados se encontró una densidad alta y variable de semillas dispersadas por aves (promedio ± desvío estándar = 52,00±95,76).

La densidad de semillas heteroespecíficas no varió entre los Talas y los Algarrobos, (Test de Wilcoxon W=31,5, p=0,146, Figura 6). Existió una alta densidad de semillas debajo de un árbol aislado de Tala (ver punto extremo en Figura 6) que se debió a sólo las especies de Solanáceas no identificadas.

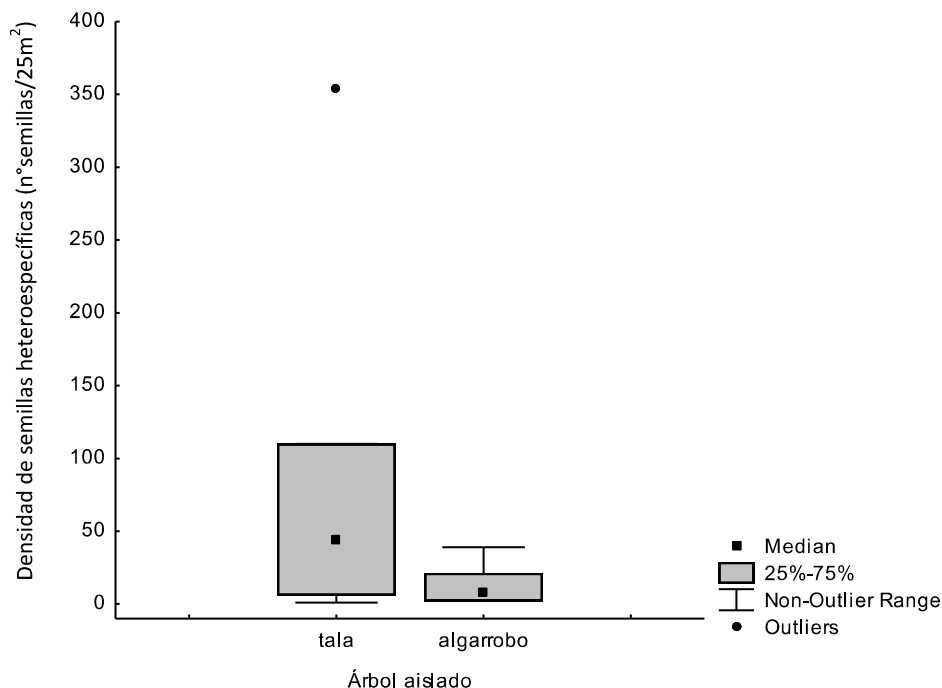


Figura 6. Densidad de semillas heteroespecíficas (número de semillas/0,25 m²) dispersadas por aves entre árboles aislados de Tala (*Celtis ehrenbergiana*, especie ornitócora) y Algarrobo (*Prosopis* spp., especie no ornitócora) en la matriz de cultivo.

La composición de la lluvia de semillas dispersadas por aves varió significativamente entre los árboles aislados de Tala y Algarrobo (ANOSIM: R= 0,382, P= 0,0052). En los árboles aislados de Tala existió dominancia de semillas dispersadas de especies de Solanáceas no identificadas, pertenecientes al estrato herbáceo del bosque (Figura 7). En cambio, debajo de los Algarrobos aislados existió dominancia de semillas de Liga blanca (*Tripodanthus flagellaris*) y de Tala en la lluvia de semillas dispersadas (Figura 7).

La ocurrencia y densidad de las semillas dispersadas de plantas arbóreas y arbustivas varió entre las dos especies de árboles aislados. Sólo se encontraron semillas de Tumiñico y Bandera española debajo de los Talas. Las semillas de Coco sólo fueron registradas debajo de los Algarrobos (Figura 7). Debajo de las dos especies de árboles

aislados se encontraron semillas de Molle de beber, de Moradillo y de la enredadera *Passiflora morifolia* en densidades intermedias a bajas (Figura 7).

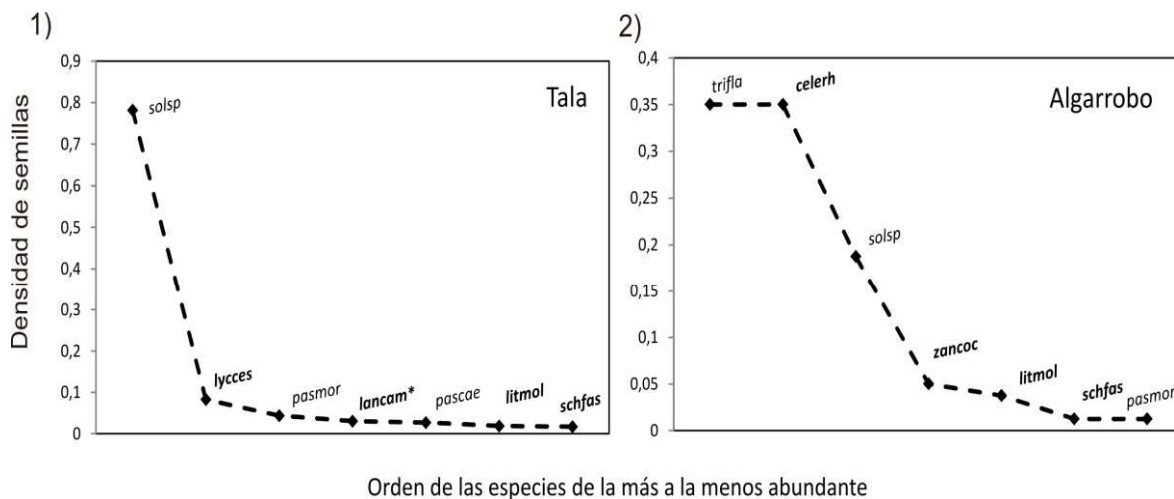


Figura 7. Curvas rango-abundancia de la composición de la lluvia de semillas heteroespecíficas dispersadas por aves (densidad: número de semillas en 0,25 m²) encontradas debajo de: **1)** Talas (*Celtis ehrenbergiana*) y **2)** Algarrobo (*Prosopis* spp.) aislados. En **negrita** se destacan las especies de plantas arbóreas y arbustivas: ***celerh***: *Celtis erhenbergiana*, ***zancoc***: *Zanthoxylum coco*, ***litmol***: *Lithrea molleoides*, ***solsp***: Solanácea spp., ***pasmor***: *Passiflora morifolia*, ***pascae***: *P.caerulea*, ***schfas***: *Schinus fasciculatus*, ***lancam****: *Lantana camara*, ***lycces***: *Lycium cestroides*, ***trifla***: *Tripodanthus flagellaris*. Las especies con (*) son exóticas.

Discusión

Patrones generales de la lluvia de semillas

En los 8 fragmentos de bosque Chaqueño la cantidad de semillas y el número de especies dispersadas por aves fue variable aunque continuo durante los 9 meses de muestreo. La densidad y número de semillas dispersadas fue baja en comparación con la lluvia de semillas registrada en ambientes fragmentados de bosques tropicales (Cubiña y Aide 2001; Hardesty y Parker 2002; Melo *et al.* 2006; Knörr y Gottsberger 2012). Evidentemente los bosques tropicales presentan una mayor diversidad de árboles que son dispersados por animales y muchas especies con un gran número de semillas por fruto (e.g.

Ficus spp., Melo *et al.* 2006; Knörr y Gottsberger 2012), a diferencia de las especies chaqueñas que en general poseen pocas semillas por fruto.

En la lluvia de semillas dispersadas por aves se encontraron semillas de la mayoría de las especies con síndrome de dispersión ornitócoro que crecen en los fragmentos de bosque, sólo faltaron algunas especies herbáceas y arbustivas como *Lycium ciliatum*, *Berberis ruscifolia* y *Passiflora suberosa*, que suelen encontrarse en los fragmentos, aunque con baja frecuencia (para más detalles ver la lista de especies en la Tabla 2 de la Introducción general). Es importante destacar que se encontraron semillas dispersadas por aves de la gran mayoría de las especies arbóreas y arbustivas presentes en los fragmentos.

Las variaciones estacionales en la lluvia de semillas registrada durante los 9 meses de colecta parecerían estar relacionadas con la fenología de fructificación de la comunidad de plantas ornitócoras en los fragmentos, que precisamente presenta un pico de fructificación durante el verano (Galletto *datos no publicados*). No obstante, también podrían estar relacionadas a cambios en la abundancia o comportamiento de alimentación de la comunidad de aves dispersoras durante el periodo de muestreo (Hardesty y Parker 2002). Por ejemplo, la abundancia y composición del ensamble de aves dispersoras varía entre estaciones ya que algunas especies son migratorias y llegan durante el verano (temporada húmeda) para reproducirse (Caziani 1996; Jahn *et al.* 2002; Codesido y Bilenca 2004).

Densidad y composición de semillas en los fragmentos

La densidad de semillas total y heteroespecíficas por aves no varió entre los ocho fragmentos de diferente área y conectividad estructural.

La composición de la lluvia de semillas dispersadas fue similar entre los fragmentos. Las semillas de las especies nativas arbóreas y arbustivas fueron las que predominaron en la lluvia de semillas y variaron en cuanto a su ocurrencia y densidad entre los fragmentos. En todos los fragmentos se encontró una mayor densidad de semillas de especies arbóreas y arbustivas como el Tala y Tumiñico. A su vez, se registraron semillas de Coco y de Moradillo en densidades intermedias a altas en todos los fragmentos. Posiblemente la dominancia de estas especies arbóreas y arbustivas en la lluvia de semillas

esté asociada con una mayor densidad de las mismas en los fragmentos y con una mayor disponibilidad de frutos.

En fragmentos de Mata Atlántica, Knörr y Gottsberger (2012) encontraron resultados similares con la densidad de la lluvia de semillas, aunque no evaluaron directamente el subconjunto de semillas efectivamente dispersadas por aves (i.e. encontradas en heces y/o regurgitados). Estos autores encontraron que la densidad de la lluvia de semillas con síndrome de dispersión por animales (más del 80%) fue similar entre fragmentos grandes y pequeños, aunque la composición varió entre los mismos (Knörr y Gottsberger 2012). En los fragmentos pequeños predominaron especies con semillas de tamaño chico y pioneras, a diferencia de los fragmentos mayores donde se registraron semillas grandes de especies arbóreas típicas de los estadios maduros del bosque tropical (Knörr y Gottsberger 2012). Asimismo, Melo *et al.* (2010) encontraron que la densidad de plántulas con dispersión biótica que poseen semillas pequeñas (<1,4 cm) no estuvo relacionada con el área de los fragmentos de bosque tropical. No obstante, la densidad de plántulas de árboles con semillas mayores (>1,4 cm) se relacionó positivamente con el área de los fragmentos, lo cual estaría asociado con la ausencia de aves y mamíferos dispersores de semillas de gran tamaño en los fragmentos pequeños (Melo *et al.* 2010). Los bosques tropicales poseen características particulares que los diferencian del bosque semiárido Chaqueño, como especies que poseen frutos de gran tamaño y que sólo pueden ser dispersadas por animales grandes que, en general, son los primeros en desaparecer en ambientes fragmentados (Hardesty y Parker 2002; Melo *et al.* 2006, 2010). A diferencia de las especies tropicales, las plantas ornitócoras del bosque Chaqueño poseen frutos de pequeño tamaño que pueden ser consumidos por la mayoría de las especies de aves frugívoras que son abundantes y frecuentes en los fragmentos e incluso pueden desplazarse entre los mismos (para más detalles ver resultados de Capítulos anteriores).

La similitud en la densidad y composición de la lluvia de semillas dispersadas por aves entre los fragmentos Chaqueños de diferente área y conectividad estructural sugiere que el proceso de dispersión se mantiene en el paisaje estudiado más allá de la configuración estructural de los fragmentos (ver más adelante en Consideraciones generales). Se propone que la similitud en la lluvia de semillas dispersadas entre

fragmentos apoya los resultados encontrados en los Capítulos anteriores: la similitud en la abundancia y composición del ensamble de aves frugívoras y dispersoras entre los fragmentos (ver resultados de Capítulo 1) y la tasa de desplazamiento de las aves que tampoco varió (ver resultados de Capítulo 2). Se propone que la comunidad de aves frugívoras y dispersoras está utilizando los elementos del paisaje fragmentado como un todo para el rastreo de frutos y estos patrones de movimiento traen aparejados la dispersión de las semillas de las plantas que consumen, es decir que actuarían como “conectores móviles”, facilitando la conectividad ecológica del proceso de dispersión de semillas. Asimismo es importante destacar que en el Capítulo 2 cada una de las seis especies de aves dispersoras analizadas presentó un tipo de conectividad funcional de los fragmentos. Se sugiere que estos patrones de movimiento diferentes pueden ser complementarios en la conectividad funcional de todo paisaje fragmentado y también pueden ser complementarios desde el punto de vista de la dispersión de semillas favoreciendo la distribución espacial de semillas de la mayoría de las especies la comunidad de plantas ornitócoras en todos los tipos de fragmentos que conectan mediante su movimiento. Esta distribución espacial de semillas se ve reflejada en la similitud de la composición y cantidad de semillas dispersadas encontrada en los árboles aislados y en los fragmentos.

Densidad y composición de semillas entre árboles aislados y árboles dentro de los fragmentos

La densidad de semillas heteroespecíficas dispersadas por aves debajo de árboles aislados de Tala y Algarrobo fue mayor en comparación con la encontrada debajo de las mismas especies en un fragmento pequeño, uno mediano y los dos fragmentos de mayor área. En los restantes fragmentos, la densidad de semillas también fue menor a la hallada debajo de los árboles aislados aunque las diferencias no fueron estadísticamente significativas. Posiblemente la mayor densidad de semillas encontrada debajo de árboles aislados se deba a que éstos son más visibles para las aves y representan recursos escasos en la matriz de cultivo (i.e. perchas y/o fuente de alimento).

Los resultados obtenidos difieren a los hallados en un ambiente fragmentado de bosque templado donde la densidad de la lluvia de semillas dispersadas por aves fue menor en árboles aislados en comparación con aquéllos dentro de los fragmentos en un año de alta

oferta de frutos y sólo fue similar cuando disminuyó la oferta de frutos en el paisaje (Herrera y García 2009). Posiblemente las diferencias entre ambos estudios se deban a que en el bosque templado existe un ensamble de aves dispersoras particular que puede presentar diferencias comportamentales en el rastreo de frutos en el paisaje fragmentado en comparación con las aves chaqueñas. A su vez, sería importante evaluar si los resultados obtenidos difieren considerando varias temporadas porque la oferta de frutos en el paisaje fragmentado puede variar entre años con posibles consecuencias sobre la lluvia de semillas dispersadas.

La composición de la lluvia de semillas varió entre los árboles aislados y dentro de los fragmentos en cuanto a la dominancia de especies. Sin embargo, la mayoría de las especies arbóreas y arbustivas nativas fueron compartidas y presentaron densidades intermedias a altas en ambas situaciones. Estos resultados difieren de los hallados por Slocum y Horvitz (2000) en árboles aislados, donde las especies arbóreas típicas de bosque cercano estuvieron poco representadas en la lluvia de semillas y predominaron semillas de especies arbóreas y arbustivas que crecen en la matriz de pastos. En el paisaje Chaqueño estudiado, el conjunto de semillas dispersadas encontradas debajo de los árboles aislados de Tala y Algarrobo estarían representando en gran medida al conjunto de las semillas ornitócoras dispersadas en los fragmentos de bosque Chaqueño.

Densidad y composición de semillas entre árboles aislados de Tala y Algarrobo

La densidad de semillas heteroespecíficas no varió entre árboles aislados de Tala en comparación con los árboles de Algarrobo. Sin embargo, se observó una tendencia de mayor densidad y variabilidad debajo de los Talas. Es importante destacar que debajo de los árboles de Tala se cuantificaron sólo las semillas heteroespecíficas, lo cual puede estar subestimando la cantidad de semillas dispersadas en comparación con los Algarrobos. A su vez, la mayor densidad de semillas observada debajo de los Talas estuvo dada en gran medida por la alta abundancia de las especies de Solanáceas no identificadas. Slocum y Horvitz (2000) encontraron resultados diferentes, es decir, una mayor densidad de la lluvia de semillas debajo de especies de árboles aislados dispersados por animales en comparación con árboles con otros tipos de dispersión. Asimismo, la densidad de la lluvia

de semillas debajo de los árboles con dispersión biótica fue mayor en comparación con los otros árboles incluso cuando los primeros no ofrecían frutos (Slocum y Horvitz 2000). Estos resultados muestran que las aves pueden reconocer los árboles con dispersión biótica incluso cuando están sin fruto y visitarlos frecuentemente en búsqueda de frutos (Slocum y Horvitz 2000).

Los resultados obtenidos sugieren que las dos especies seleccionadas funcionan como focos de atracción, es decir que las aves frugívoras pueden usar los árboles aislados como perchas vivas y también como fuentes de alimento disponibles en el paisaje fragmentado (i.e. se encontraron semillas consumidas de Tala debajo de los árboles de la misma especie). Debajo de los Algarrobos también llegaron numerosas semillas dispersadas y éstos compartieron la mayoría de las especies arbóreas y arbustivas con los árboles aislados de Tala. Precisamente, Galindo-González *et al.* (2000) compararon árboles aislados de dos especies de *Ficus* spp., una con frutos ornitócoros y otra dispersada por murciélagos y no encontraron diferencias en la lluvia de semillas de acuerdo al síndrome de dispersión, indicando que los árboles son utilizados en mayor medida como perchas más allá de la oferta de frutos. A su vez, Carrière *et al.* (2002) encontraron una alta densidad de semillas tanto en árboles aislados dispersados por animales como en aquéllos con dispersión por viento. Finalmente, en numerosos proyectos de restauración de bosques se ha observado que incluso las perchas artificiales son efectivas para atraer aves frugívoras concentrando una gran cantidad de semillas dispersadas (Mcclanahan 1993; Shiels y Walker 2003). Es decir que la atracción de las aves hacia los diferentes árboles aislados no dependería sólo de la oferta de frutos sino que sería más compleja, ya que las aves pueden utilizarlos para buscar otros recursos como insectos para alimentarse, refugio o posaderos para vocalizar, entre otros (Carrière *et al.* 2002).

Importancia de los árboles aislados en ambientes fragmentados

Los árboles aislados entre los fragmentos de bosque Chaqueño son legados biológicos que persisten luego del desmonte para la agricultura y podrían considerarse elementos claves desde varias perspectivas, por un lado ofrecen perchas para las aves frugívoras que se desplazan en el paisaje, funcionando como sitios de paso o “stepping stones” para facilitar la conectividad funcional entre los fragmentos. Por otro lado, la lluvia

de semillas encontrada debajo de los mismos sería un indicador clave de la existencia de un movimiento de semillas dispersadas por aves en el paisaje fragmentado (i.e. conectividad ecológica del proceso de dispersión de semillas) y estaría apoyando a los resultados obtenidos en esta Tesis sobre los patrones de movimiento de las aves frugívoras entre fragmentos (ver resultados de Capítulo 2). Finalmente, los árboles aislados están funcionando como focos o núcleos de alta concentración de semillas dispersadas con una densidad y composición de especies muy similar a la encontrada en los fragmentos.

Los árboles aislados y, en especial, los Algarrobos suelen ser apreciados por los agricultores por los diferentes bienes que proveen y porque forman parte del folclore popular. En consecuencia, son muy frecuentes en los agroecosistemas fragmentados de Córdoba y podrían ser aprovechados como focos para promover la restauración pasiva a partir del proceso de nucleación, donde las plántulas que se establecen alrededor del árbol aislado con el tiempo conforman islas de árboles que gradualmente se pueden expandir y unirse para constituir un estrato continuo de bosque (Yarranton y Morrison 1974; Wunderle 1997; Pausas *et al.* 2006; Manning *et al.* 2006). Asimismo, es importante considerar que debajo de las dos especies de árboles aislados se encontró una composición de semillas diferente, por lo tanto, sería interesante incluir ambos como núcleos de semillas para aumentar la diversidad de especies ornitócoras en ambientes que se deseen restaurar (Slocum 2001).

En futuros estudios se debería evaluar cómo se desarrollan las etapas posteriores a la dispersión de semillas para establecer si los árboles aislados realmente pueden funcionar como núcleos de restauración pasiva del bosque Chaqueño. La exposición a agroquímicos y a grandes fluctuaciones en la matriz, a las condiciones del suelo y a factores bióticos como la depredación de semillas debajo de los árboles aislados pueden representar filtros importantes para la germinación y establecimiento de las plántulas (Yarranton y Morrison 1974; Mcclanahan 1993; Slocum 2001; Pausas *et al.* 2006; Benayas *et al.* 2008). Asimismo, sería interesante realizar observaciones de aves para determinar cómo es el ensamble de aves dispersoras que llegan a los mismos e incluir árboles de diferentes especies considerando otras características de los mismos como altura, arquitectura de la

copa y distancia al fragmento más cercano, porque pueden modificar la atracción de las aves y su potencialidad como núcleos de restauración (Wunderle 1997; Slocum 2001).

Consideraciones generales

La lluvia de semillas encontrada en los distintos elementos (i.e. fragmentos y árboles aislados) sugiere que el proceso de dispersión de semillas por aves se mantiene en el paisaje fragmentado de bosque Chaqueño. Sin embargo, también sería importante comparar los patrones de la lluvia de semillas con sitios de bosque Chaqueño mejor conservados para evaluar si realmente existen variaciones en la dispersión de semillas en ambientes fragmentados.

Principalmente, la lluvia de semillas encontrada debajo de los árboles aislados es una evidencia clave de la existencia de movimiento de semillas entre los fragmentos y, junto con la conectividad funcional mediada por el movimiento de las aves dispersoras (Capítulo 2), sugieren la existencia de una conectividad ecológica del proceso de dispersión de semillas por aves en el paisaje fragmentado.

Es importante destacar que la cantidad de semillas dispersadas por aves fue registrada en una pequeña área determinada por el tamaño de los colectores de semillas, pero si se extrapola al área cubierta por todos los fragmentos y árboles aislados podría representar una gran cantidad de semillas dispersadas por aves en el paisaje fragmentado. Este gran aporte de semillas dispersadas podría tener implicancias importantes en la regeneración de las plantas nativas, sobre todo de las especies arbóreas y arbustivas que fueron las más abundantes en la lluvia de semillas y suelen ser las estructuradoras de las comunidades de plantas. Sin embargo, también se registraron semillas de algunas especies exóticas (*L. camara*, *L. lucidum* y *Morus* spp.) tanto en los fragmentos como en los árboles aislados, lo que estaría mostrando que la dispersión por aves también podría favorecer la expansión de estas especies con consecuencias negativas sobre la comunidad de plantas nativas.

Las aves frugívoras y dispersoras chaqueñas también podrían influenciar en algunos atributos de la calidad de dispersión como la germinación de las semillas luego de su paso por el tracto digestivo. Un aumento en la germinación de las semillas dispersadas sería

favorable para acelerar la regeneración de las plantas en los fragmentos, y en especial, debajo de los árboles aislados que pueden utilizarse como núcleos de restauración. En consecuencia, en el Capítulo siguiente se evaluará la germinación de semillas dispersadas por aves de las especies de plantas arbóreas y arbustivas que estuvieron más representadas en la lluvia de semillas.

Bibliografía

- Benayas JMR, Bullock JM, Newton AC (2008) Creating woodland islets to reconcile ecological restoration, conservation, and agricultural land use. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6:329–336
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White JSS (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 24: 127–135
- Carrière SM, André M, Letourmy P, Olivier I, Mckey DB, Carriere SM, Andre M (2002) Seed rain beneath remnant trees in a slash-and-burn agricultural system in southern. *Journal of tropical ecology* 18:353–374
- Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18:117-143.
- Clarke KR, Warwick RM (1998) A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology* 35: 523–531
- Caziani SM (1996) Interacción plantas-aves dispersoras de semillas en un bosque chaqueño semiárido. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina
- Codesido M, Bilenca D (2004) Variación estacional de un ensamble de aves en un bosque subtropical semiárido del Chaco Argentina. *Biotropica* 36:544–554

- Cubiña A, Aide TM (2001) The Effect of Distance from Forest Edge on Seed Rain and Soil Seed Bank in a Tropical Pasture. *Biotropica* 33:260–267
- Duncan RS, Chapman CA (1999) Seed Dispersal and Potential Forest Succession in Abandoned Agriculture in Tropical Africa. *Ecological Applications* 9:998–1008
- Ferreras AE, Torres C, Galetto L (2008) Fruit removal of an invasive exotic species (*Ligustrum lucidum*) in a fragmented landscape. *J Arid Environ* 72:1573–1580
- Franklin JF, Lindenmayer D, Macmahon JA, Mckee A, Perry DA, Waide R, Foster D (2000) Threads of Continuity. *Conservation Biology in Practice* 1:8–16
- Galindo-González J, Guevara S, Sosa VJ (2000) Bat- and Bird-Generated Seed Rains at Isolated Trees in Pastures in a Tropical Rainforest. *Conservation Biology* 14:1693–1703
- García D, Zamora R, Amico GC (2010) Birds as suppliers of seed dispersal in temperate ecosystems: conservation guidelines from real-world landscapes. *Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology* 24:1070–9
- Guevara S, Laborde J (1993) Monitoring Seed Dispersal at Isolated Standing Trees in Tropical Pastures : Consequences for Local Species Availability. *Vegetatio* 107/108:319–338
- Hardesty BD, Parker VT (2002) Community seed rain patterns and a comparison to adult community structure in a West African tropical forest. *Plant Ecology* 164:49–64
- Herrera JM, García D (2009) The role of remnant trees in seed dispersal through the matrix: Being alone is not always so sad. *Biological Conservation* 142:149–158
- Herrera JM, García D (2010) Effects of forest fragmentation on seed dispersal and seedling establishment in ornithochorous trees. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology* 24:1089–98

- Jahn AE, Davis SE, Saavedra Zankys AM (2002) Patterns of austral bird migration in the Bolivian Chaco. *J F Ornithol* 73:258–267
- Kenkel NC (2006) On selecting an appropriate multivariate analysis. *Canadian journal of plant science* 86:663–676
- Knörr UC, Gottsberger G (2012) Differences in seed rain composition in small and large fragments in the northeast Brazilian Atlantic Forest. *Plant biology* 14:811–819
- Manning AD, Fischer J, Lindenmayer DB (2006) Scattered trees are keystone structures – Implications for conservation. *Biological Conservation* 132:311–321
- Martínez-Garza C, González-Montagutt R (1999) Seed Rain from Forest Fragments into Tropical Pastures in Los Tuxtlas , Mexico. *Plant Ecology* 145:255–265
- Mcclanahan TR (1993) Accelerating Forest Succession in a Fragmented Landscape : The Role of Birds and Perches. *Conservation Biology* 7:279–288
- McConkey KR, Prasad S, Corlett RT, Campos-Arceiz A, Brodie JF, Rogers H, Santamaria L (2012) Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation* 146:1–13
- Melo FPL, Dirzo R, Tabarelli M (2006) Biased seed rain in forest edges: Evidence from the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* 132:50–60
- Melo FPL, Martínez-Salas E, Benítez-Malvido J, Ceballos G (2010) Forest fragmentation reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 26:35
- Norden N, Chave J, Caubère A, Châtelet P, Ferroni N, Forget P-M, Thébaud C (2007) Is temporal variation of seedling communities determined by environment or by seed arrival? A test in a neotropical forest. *Journal of Ecology* 95:507–516

- Pausas JG, Bonet A, Maestre FT, Climent A (2006) The role of the perch effect on the nucleation process in Mediterranean semi-arid oldfields. *Acta Oecologica* 29:346–352
- Pejchar L, Pringle RM, Ranganathan J, Zook JR, Duran G, Oviedo F, Daily GC, Rica C (2008) Birds as agents of seed dispersal in a human-dominated landscape in southern Costa Rica. *Biological Conservation* 141:536–544
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Development Core Team (2013). *Nlme: linear and nonlinear mixed effects models*. R package version 3.1-108
- Ponce AM, Grilli G, Galetto L (2012) Frugivoría y remoción de frutos ornitócoros en fragmentos del bosque chaqueño de Córdoba (Argentina). *Bosque* 33:33–41
- Sánchez Hümöller HL (2009) Remoción de frutos de *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm. por aves en un gradiente de fragmentación dentro del Bosque chaqueño. Tesis de grado, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina
- Shiels AB, Walker LR (2003) Bird perches increase forest seeds on Puerto Rican landslides. *Restoration Ecology* 11:457–465
- Slocum MG (2001) How Tree Species Differ as Recruitment Foci in a Tropical Pasture. *Ecology* 82:2547–2559
- Slocum MG, Horvitz CC (2000) Seed Arrival under Different Genera of Trees in a Neotropical Pasture. *Plant biology* 149:51–62
- Varela RO (2004) Frugivoría y dispersión de semillas por 13 especies de vertebrados del Chaco Salteño, Argentina. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina
- Wunderle JMJ (1997) The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forestry Ecology and Management* 99:223–235

Yarranton GA, Morrison RG (1974) Spatial Dynamics of a Primary Succession :
Nucleation. *The Journal of Ecology* 62:417–428

Zamora CO, Montagnini F (2007) Seed Rain and Seed Dispersal Agents in Pure and Mixed
Plantations of Native Trees and Abandoned Pastures at La Selva Biological Station ,
Costa Rica. *Restoration Ecology* 15:453–461

Capítulo 4

Germinación de semillas dispersadas por aves: un atributo de la Calidad de Dispersión

Introducción

La dispersión de semillas por aves es un proceso clave para la regeneración y establecimiento de numerosas especies de plantas en diversos ecosistemas tropicales, subtropicales y templados del mundo (Traveset 1998; Traveset *et al.* 2007; Schupp *et al.* 2010). La dispersión de semillas por aves se relaciona directamente con la capacidad de desplazamiento de sus poblaciones en el paisaje, ya que puede modificar el patrón espacial de la sombra de semillas con consecuencias posteriores en la disposición espacial y demografía de las poblaciones de plantas (Schupp 1993; Vander Wall *et al.* 2005; Godínez-Alvarez y Jordano 2007). También, la dispersión por aves permite la llegada de semillas a micrositios con diferentes condiciones bióticas y abióticas lejanos a la planta madre modificando la probabilidad de germinación y establecimiento de sus plántulas (Jordano y Schupp 2000; Vander Wall *et al.* 2005). Las aves serían importantes agentes de dispersión de semillas debido a su alta movilidad, comportamiento de alimentación y tiempo de retención de las semillas ingeridas (Schupp 1993; Ortiz-Pulido *et al.* 2000 y autores allí citados; Traveset y Verdú 2002). Tanto la cantidad de semillas dispersadas por las distintas especies de aves frugívoras como la calidad de la dispersión de las mismas, representan los dos componentes de la efectividad de la dispersión de semillas, que se define como la contribución que hace un dispersor o un ensamble de dispersores al éxito reproductivo de una planta (Schupp 1993; Schupp *et al.* 2010).

La calidad de dispersión de semillas por aves está determinada por dos atributos o componentes: la calidad del tratamiento que reciben las semillas cuando son manipuladas con el pico y durante su paso por el tracto digestivo y la calidad de deposición de las

semillas, es decir, a qué tipo de micrositios llegan estas semillas dispersadas (e.g. distancia de los conoespecíficos, calidad ambiental del micrositio, entre otros; Schupp 1993; Schupp *et al.* 2010). Para evaluar la calidad del tratamiento de las semillas ingeridas por las aves se pueden realizar experimentos de germinación con las semillas colectadas de defecaciones o regurgitados de aves donde el porcentaje de semillas germinadas y la velocidad de germinación son variables comúnmente utilizadas (Izhaki y Safriel 1990; Traveset *et al.* 2007; D'Avila *et al.* 2010; Schupp *et al.* 2010).

En muchas especies de plantas con frutos consumidos por aves se ha encontrado que la separación de la pulpa y el tratamiento de las semillas durante su paso por el tracto digestivo pueden aumentar el porcentaje y la velocidad de germinación (Izhaki y Safriel 1990; Barnea *et al.* 1991; Traveset 1998; Traveset *et al.* 2001, 2007; Traveset y Verdú 2002). Sin embargo, los resultados parecen ser especie-específicos ya que pueden variar según la planta y el ave frugívora estudiada y, en algunos casos, no se han observado aumentos en la germinación de las semillas luego de ser ingeridas por las aves (Izhaki y Safriel 1990; Barnea *et al.* 1991; Traveset 1998; Traveset y Verdú 2002; Traveset *et al.* 2007).

Las aves frugívoras pueden modificar la germinación de las semillas luego de su paso por el tracto digestivo mediante diversos mecanismos, si bien ya han sido identificados dos mecanismos posibles: desinhibición química y escarificación de la cubierta seminal (Traveset 1998; Traveset y Verdú 2002; Robertson *et al.* 2006; Traveset *et al.* 2007). La pulpa de algunos frutos carnosos puede contener sustancias químicas inhibitoras de la germinación como lípidos, glicoalcaloides, cumarina, ácido abscísico, cianuro de hidrógeno, amonio o pigmentos que pueden bloquear la entrada de luz para la germinación de las semillas (Cipollini y Levey 1997; Samuels y Levey 2005; Traveset *et al.* 2007 y autores allí citados). Asimismo, la pulpa de los frutos puede poseer una alta concentración de azúcares que generan una alta presión osmótica sobre las semillas o puede ser una fuente de infecciones por hongos u otros patógenos que pueden afectar la viabilidad de las semillas y, en consecuencia, su probabilidad de germinación (Traveset 1998; Samuels y Levey 2005). El mecanismo de desinhibición química de las semillas efectuado por los frugívoros se produce como consecuencia de la extracción de la pulpa durante el paso de los frutos por su tracto digestivo (Izhaki y Safriel 1990; Barnea *et al.* 1991; Samuels y Levey 2005; Robertson *et al.* 2006). La

escarificación mecánica y/o química de la cubierta seminal o del endocarpio es el otro mecanismo que puede actuar sobre las semillas durante su paso por el tracto digestivo de los dispersores (Traveset y Verdú 2002; Samuels y Levey 2005; Traveset *et al.* 2007). El nivel de escarificación de las semillas depende de la especie de frugívoro y de las características intrínsecas de los frutos y semillas de cada especie de planta (i.e. composición de la pulpa, edad de las semillas, tamaño, grosor y textura de la cubierta seminal, Traveset *et al.* 2007). En particular, cada especie de ave frugívora posee diferentes características morfológicas, fisiológicas y tiempos de retención de las semillas, que pueden modificar la cubierta seminal y provocar cambios en la germinación de las semillas que ingieren (Izhaki y Safriel 1990; Barnea *et al.* 1991; Traveset 1998; Traveset *et al.* 2007 y autores allí citados). Por ejemplo, la acción mecánica del intestino de las aves puede alterar las características de las semillas y también la presencia de otros alimentos duros puede contribuir favoreciendo la absorción de agua por el embrión o destruyendo completamente la semilla (Traveset 1998; Samuels y Levey 2005; Traveset *et al.* 2007; D'Avila *et al.* 2010). Los fluidos digestivos también pueden producir una acción química sobre la cubierta y/o endocarpio de las semillas modificando su probabilidad de germinación (Samuels y Levey 2005; Traveset *et al.* 2007). Finalmente, la cubierta seminal puede ser afectada por la acción de bacterias y protozoos presentes en el intestino que digieren la pared celular durante la fermentación (Traveset 1998).

Es posible diferenciar los mecanismos que actúan sobre las semillas durante su paso por el tracto digestivo de las aves mediante la realización de una serie de experimentos comparando los patrones de germinación de las semillas ingeridas, semillas con extracción manual de la pulpa y frutos intactos colectados de la planta (Samuels y Levey 2005; Traveset *et al.* 2007). Para establecer si existe un mecanismo de desinhibición química se debe comparar la germinación entre semillas con extracción manual de la pulpa y los frutos intactos (Traveset 1998; Traveset y Verdú 2002; Samuels y Levey 2005; Traveset *et al.* 2007). Una mayor germinación de las semillas con extracción manual de la pulpa indica la existencia de una desinhibición química por la liberación de la pulpa (Traveset 1998; Traveset y Verdú 2002; Samuels y Levey 2005; Traveset *et al.* 2007). Por otro lado, se debe comparar la germinación de las semillas ingeridas y las semillas con extracción manual de la pulpa si se quiere detectar un mecanismo de escarificación mecánica y/o química de la cubierta seminal (Traveset 1998; Traveset y Verdú 2002; Samuels y Levey 2005; Traveset *et al.* 2007). Una

mayor germinación de las semillas ingeridas indicaría que existe una escarificación de las semillas durante su paso por el tracto digestivo (Traveset 1998; Traveset y Verdú 2002; Samuels y Levey 2005; Traveset *et al.* 2007). Finalmente, la comparación entre los tres tratamientos permitirá determinar si existe un efecto combinado o sinérgico de ambos mecanismos (Traveset *et al.* 2007).

En una serie de estudios se ha encontrado que sólo la remoción de la pulpa durante el paso de los frutos por el tracto digestivo de las aves sería suficiente para aumentar la germinación de las semillas (Barnea *et al.* 1991; Izhaki y Safriel 1990; Traveset 1998 y autores allí citados). Por otro lado, en una revisión bibliográfica realizada por Traveset y Verdú (2002) se encontró que las semillas ingeridas por las aves presentan aumentos en el porcentaje de germinación en comparación con las semillas con extracción manual de la pulpa (efecto de escarificación de la cubierta seminal), aunque estos resultados pueden variar notablemente entre las especies de plantas y frugívoros estudiadas (Traveset 1998). El mecanismo de escarificación es el que ha sido más frecuentemente evaluado en los estudios de germinación, aunque aún existe poca evidencia de la real existencia de alteraciones en la cubierta seminal o endocarpio (i.e. alteraciones observables con microscopio) luego de su paso por el tracto digestivo que estén explicando los cambios en la germinación de las semillas (Traveset y Verdú 2002; Samuels y Levey 2005; Traveset *et al.* 2007 y autores allí citados; Traveset *et al.* 2008). Las aves frugívoras si tendrían un efecto más consistente sobre la velocidad de germinación acelerando la germinación de las semillas de la mayoría de las especies de plantas que ingieren (Traveset 1998; Traveset y Verdú 2002).

En los fragmentos de bosque Chaqueño existen numerosas especies de plantas arbóreas, arbustivas, herbáceas y enredaderas que son consumidas y dispersadas por las aves (ver en resultados de Capítulo 3). Sin embargo, aún existen pocos estudios enfocados en la germinación de estas especies ornitócoras (Varela y Bucher 2006; Funes *et al.* 2009; Ashworth y Martí 2011; Torres 2011) y menos aún en las consecuencias que puede tener el paso por el tracto digestivo de las aves dispersoras sobre la germinación de sus semillas (Ponce 2007; Varela 2004; Renison *et al.* 2010). Existe un estudio previo de Ponce (2007) de un subconjunto de especies dispersadas por aves presentes en el mismo paisaje fragmentado Chaqueño en donde se encontraron mayores porcentajes de germinación en las semillas ingeridas por aves en comparación con los frutos intactos. Asimismo, en ese estudio

se encontró una mayor germinación en las semillas con extracción manual de la pulpa en comparación con las semillas ingeridas y los frutos intactos (Ponce 2007). Sin embargo, estos resultados generales (i.e. se realizó un análisis conjunto de la germinabilidad de algunas especies ornitócoras sin considerar la identidad de cada especie) aún no permiten vislumbrar si realmente existen cambios en los patrones de germinación de las semillas dispersadas por aves en cada especie de planta por separado y cuáles serían los mecanismos que estarían actuando durante su paso por el tracto digestivo.

En consecuencia, el objetivo de este capítulo es evaluar la germinación de las semillas -un atributo de la calidad de dispersión- para siete especies de plantas arbóreas y arbustivas que son frecuentemente consumidas por las aves frugívoras chaqueñas (ver resultados en Apéndice I) y se encontraron en altas densidades en la lluvia de semillas dispersadas (ver resultados de Capítulo 3). Se analizará si existen diferencias en la proporción y velocidad de germinación entre **semillas ingeridas**, **semillas con extracción manual de la pulpa** y **frutos intactos**. Se consideraron estos tres tratamientos para realizar las comparaciones de a pares detalladas anteriormente (**semillas ingeridas vs. frutos intactos**, **frutos intactos vs. semillas con extracción manual de la pulpa** y **semillas ingeridas vs. semillas con extracción manual de la pulpa**) para determinar si existe un efecto del paso por el tracto digestivo de las aves sobre las semillas y cuál sería el tipo de mecanismo involucrado (i.e. mecanismo de desinhibición química, mecanismo de escarificación o ambos, Samuels y Levey 2005; Traveset *et al.* 2007).

Un conocimiento más profundo de las consecuencias de la dispersión por aves sobre la germinación de las semillas de las siete especies de plantas más frecuentemente consumidas por las aves permitirá profundizar en los beneficios e importancia de estas interacciones planta-animal para el mantenimiento de la dinámica de regeneración de las especies ornitócoras en los paisajes fragmentados Chaqueños. Asimismo, un aumento en la germinación de las semillas dispersadas podría ser favorable para acelerar la regeneración de las plantas en los fragmentos y disminuir la depredación de semillas por granívoros, y en especial, debajo de los árboles aislados en la matriz de cultivo que pueden utilizarse como núcleos de restauración pasiva en paisajes fragmentados que se deseen restaurar (ver resultados de Capítulo 3).

Metodología

Muestras de defecaciones y colecta de frutos

Se realizaron colectas de campo en 7 fragmentos de bosque Chaqueño (ver Introducción General para detalles sobre los fragmentos) en dos ocasiones para obtener las semillas necesarias para los experimentos de germinación de las siete especies de plantas que son frecuentemente consumidas por aves y/o estuvieron más representadas en la lluvia de semillas dispersadas por aves (ver Introducción General y Capítulo 3): Tala (*Celtis ehrenbergiana*), Piquillín (*Condalia* spp.), Tumiñico (*Lycium cestroides*), Molle de beber (*Lithraea molleoides*), Moradillo (*Schinus fasciculatus*), Coco (*Zanthoxylum coco*) y Bandera española (*Lantana camara*) (Figura 1). La primera colecta de campo fue realizada durante la temporada de muestreo del año 2008-2009 y la segunda durante el muestreo del año 2011. Todas las especies seleccionadas son nativas del bosque Chaqueño, salvo la Bandera española que es considerada una especie exótica, pero se decidió incluirla porque es muy consumida por las aves y los resultados sobre su germinación podrían ser útiles para evaluar las implicancias del consumo por aves sobre su regeneración. Es importante considerar que la mayoría de las especies posee frutos uniseminados, salvo el Tumiñico que tiene numerosas semillas por fruto (29 semillas en promedio).



Figura 1. Frutos o infructescencias de las siete especies de plantas seleccionadas: **a)** Tala (*Celtis ehrenbergiana*); **b)** Piquillín (*Condalia* spp.); **c)** Tumiñico (*Lycium cestroides*); **d)** Molle de beber (*Lithraea molleoides*) **d.1** frutos inmaduros, **d.2** frutos maduros; **e)** Moradillo (*Schinus fasciculatus*); **f)** Coco (*Zanthoxylum coco*) **f.1** infructescencia, **f.2** detalle de fruto maduro con semilla oleosa expuesta, **g)** Bandera española (*Lantana camara*).

Las defecaciones con semillas de Tumiñico, Bandera española y Piquillín fueron obtenidas de seis especies de aves frugívoras capturadas con redes de niebla durante la temporada de muestreo 2009 (enero-abril, Tabla 1, ver metodología en Capítulo 1). Durante la misma temporada de muestreo, se colectaron frutos maduros de al menos 7 individuos para cada especie de planta en los siete fragmentos de bosque. Los frutos colectados y las muestras con defecaciones de aves fueron conservadas en bolsas de papel en heladera (7 grados centígrados, durante 4 meses) hasta el comienzo del experimento de germinación para evitar la aparición de hongos e insectos depredadores de semillas y de pulpa.

Tabla 1. Especies de plantas y especies de aves capturadas en las redes de niebla durante la temporada de muestreo del año 2009 (enero-abril) de donde se obtuvieron las muestras de defecaciones con semillas.

Especies de plantas	Especies de aves
<i>Condalia</i> spp. ¹	<i>Elaenia parvirostris</i> <i>Elaenia</i> spp. <i>Pitangus sulphuratus</i>
<i>Lycium cestroides</i>	<i>Elaenia albiceps</i> <i>Elaenia parvirostris</i> <i>Elaenia</i> spp. <i>Poospiza nigrorufa</i> <i>Thraupis bonariensis</i> <i>Turdus amaurochalinus</i>
<i>Lantana camara</i>	<i>Elaenia albiceps</i> <i>Elaenia parvirostris</i> <i>Elaenia</i> spp. <i>Turdus amaurochalinus</i>

¹No se pudieron discriminar las tres especies de *Condalia* (*C. montana*, *C. buxifolia* y *C. microphylla*) debido a la alta similitud entre las semillas.

Debido a que no se pudo obtener la cantidad suficiente de defecaciones con semillas de todas las especies de plantas dispersadas por aves, para completar el experimento se utilizaron las muestras obtenidas en las trampas de semillas usadas para evaluar la lluvia de semillas dispersadas por aves en los fragmentos de bosque durante la temporada muestreo del año 2011 (enero-mayo, ver metodología en Capítulo 3). Se utilizaron las muestras de las trampas de semillas en donde se encontraron defecaciones y/o regurgitados de aves con

semillas y frutos maduros de las siguientes especies de plantas: Tala, Molle de beber, Moradillo, Coco y Bandera española. Debido al método de colecta, no se pudo discriminar si las muestras con semillas dispersadas eran defecaciones o regurgitados y tampoco a cuáles especies de aves pertenecían. Todas las muestras de defecaciones de aves y frutos maduros colectadas de las trampas de semillas fueron conservadas en bolsas de papel en un ambiente seco (durante 4 meses aproximadamente) hasta el comienzo del experimento de germinación.

Experimento de germinación

Siguiendo a Samuels y Levey (2005) y Traveset *et al.* (2007) se consideraron tres tratamientos para determinar el efecto del paso por el tracto digestivo de las aves sobre las semillas y cuál sería el tipo de mecanismo involucrado:

a) **semillas ingeridas:** semillas obtenidas en las muestras de defecaciones y/o regurgitados;

b) **frutos intactos:** frutos maduros recolectados de diferentes individuos y guardados en bolsas de papel hasta el comienzo del experimento de germinación, quedando deshidratados o secos. Esta condición simula lo que ocurriría con los frutos no dispersados, es decir, si quedan en la planta o caen al suelo.

c) **semillas con extracción manual de la pulpa:** frutos maduros deshidratados recolectados de la planta a los cuales se les hizo extracción manual de la pulpa. Luego de la extracción de la pulpa, las semillas fueron lavadas con agua para eliminar los posibles restos de pulpa.

Cada grupo de semillas o frutos -réplica- fue colocado en recipientes de plástico transparentes (5 cm de altura, 8 cm de diámetro, 250 cm³) que contenían tierra esterilizada mezclada con arena llegando a 1 cm de espesor (Figura 2). Cada recipiente fue cubierto con una tapa plástica transparente con orificios para la oxigenación (Figura 2.h). Todos los recipientes fueron colocados en cámaras de germinación bajo condiciones controladas de luz y temperatura (14 horas de luz a 25 ±5°C, Figura 2.i). Se decidió utilizar recipientes con tierra y arena para realizar los experimentos en vez de las capsulas de petri porque se intentó simular lo mejor posible las condiciones en que pueden encontrarse las semillas en el campo. Los recipientes fueron regados y revisados dos veces por semana para registrar el número semillas germinadas. La emergencia de radícula fue el criterio para considerar a las

semillas germinadas, estas semillas fueron removidas luego de ser cuantificadas en cada revisión para evitar recuentos (Figura 2.j). El número de semillas por réplica y de réplicas por tratamiento varió entre las especies de plantas seleccionadas y también estuvo condicionado por el número de semillas encontrado en las muestras de defecaciones y/o regurgitados (Tabla 2). Para cada réplica de los tratamientos con **frutos intactos** y **semillas con extracción manual de la pulpa** se utilizaron frutos maduros deshidratados colectados del mismo individuo y/o trampa de semillas.



Figura 2. Metodología utilizada para la realización del experimento de germinación en las siete especies de plantas seleccionadas. **a)** muestra de defecaciones con semillas; **b)** separación de las semillas presentes en la defecación; **c)** defecación de ave encontrada en las muestras de los colectores de semillas; **d)** separación de las semillas y frutos por especie de planta; **e)** ejemplo de una réplica para el tratamiento de **frutos intactos** con frutos de Moradillo (*Schinus fasciculatus*); **f)** ejemplo de una réplica para el tratamiento **semillas con extracción manual de la pulpa** de Bandera española (*Lantana camara*); **g)** recipientes de plástico con 1 cm de espesor de tierra esterilizada y arena en donde se colocaron las semillas; **h)** recipientes de plástico cubiertos con una tapa plástica transparente con orificios para la oxigenación; **i)** cámara de germinación con los recipientes con semillas sembradas; **j)** ejemplo de semillas germinadas de Tala (*Celtis ehrenbergiana*); **k)** en general, los **frutos intactos** se llenan de hongos luego de unos días desde el comienzo del experimento de germinación, en este caso se muestra un ejemplo de frutos de Tala (*Celtis ehrenbergiana*).

Tabla 2. Diseño de los experimentos de germinación para las siete especies de plantas seleccionadas, número de semillas por réplica, número de réplicas y número total de semillas puestas a germinar para los tres tratamientos: **semillas ingeridas**, **frutos intactos**, **semillas con extracción manual de la pulpa**.

Especies	Nombre vulgar	Nº de semillas por réplica	Nº de réplicas por tratamiento	Nº total de semillas	Duración del experimento (meses)
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	Tala	16	13	624	8
<i>Condalia</i> spp. ¹	Piquillín	7	4	84	12
<i>Lantana camara</i> ²	Bandera	10	6	180	12
	española	20	5	300	8
<i>Lithraea molleoides</i>	Molle de beber	10	6	180	8
<i>Lycium cestroides</i> ³	Tumiñico	28	21	1764	12
<i>Schinus fasciculatus</i>	Moradillo	20	7	420	8
<i>Zanthoxylum coco</i>	Coco	16	5	240	8

¹ Para los tratamientos con **frutos intactos** y **semillas con extracción manual de la pulpa** se utilizó un conjunto de frutos provenientes de individuos de *Condalia buxifolia* y *C. montana*.

² La primera fila corresponde al experimento de germinación realizado con las defecaciones obtenidas de las aves capturadas con redes de niebla y con los frutos colectados durante la misma temporada de muestreo (verano 2009), y el segundo número corresponde al experimento realizado con las muestras obtenidas en las trampas de semillas durante la temporada de muestreo del año 2011.

³ En 4 de las réplicas del tratamiento con **frutos intactos** no se pudieron cuantificar las semillas luego de finalizado el experimento, por ello fueron eliminadas, quedando 17 réplicas de este tratamiento para la realización de los análisis posteriores. Asimismo 15 réplicas del tratamiento con **semillas ingeridas** pertenecieron a individuos de Fios (*Elaenia* spp.) y también fueron analizadas por separado para evaluar la germinación de las semillas consumidas sólo por esas especies.

Para el Tumiñico que posee varias semillas por fruto, antes de formar los grupos para las réplicas del tratamiento con **frutos intactos**, se abrieron frutos y se cuantificó el número de semillas para calcular un promedio de semillas por fruto (media= 21, n=17). Se utilizó este promedio de semillas por fruto para determinar el número de frutos necesario para hacer las réplicas del tratamiento **frutos intactos**. Al finalizar el experimento, se abrieron los

frutos para cuantificar el número de semillas no germinadas y se estimó el número inicial de semillas por réplica sumando las semillas germinadas con las no germinadas.

Para el Coco, se realizó un procedimiento especial para extraer la pulpa de las semillas ya que posee frutos que son folículos dehiscentes con un mesocarpio negro y oleoso muy adherido a la semilla (Figura 1). Las semillas fueron dejadas en remojo con agua durante 1 día (*Pablo Demaio comentario personal*) y luego se extrajo la mayor cantidad posible del mesocarpio oleoso mediante la utilización de una pinza. Cabe destacar que las semillas de Coco obtenidas de las defecaciones y/o regurgitados de aves también presentaron restos del mesocarpio oleoso, por lo tanto, en esta especie las **semillas con extracción manual de la pulpa** serían comparables a las **semillas ingeridas**.

Los experimentos de germinación para el Tumiñico, la Bandera española y el Piquillín cuyas semillas provenían de la temporada de muestreo del verano del 2009, tuvieron una duración de un año (agosto del 2009 hasta agosto del 2010, Tabla 2). Mientras que los experimentos de germinación de las restantes especies de planta cuyas semillas fueron obtenidas con las trampas de semillas duraron ocho meses (junio del 2011 hasta febrero del 2012, Tabla 2). Se decidió reducir el tiempo de estos últimos experimentos de germinación porque en la primera temporada no se registraron semillas germinadas luego de los ocho meses desde el inicio de los experimentos.

Al final de cada experimento se revisó el estado de las semillas no germinadas. La evaluación de la condición de las semillas recuperadas luego de la finalización de los experimentos fue realizada sólo para algunas especies en donde se pudieron recuperar las semillas no germinadas y la abundancia de las mismas fue considerable: Tumiñico, Tala, Bandera española, Coco, Molle de beber y Moradillo (Tabla 3). Para algunas especies se pudieron discriminar las semillas muertas que fueron aquellas semillas que se encontraban vacías o se rompían fácilmente al ser sujetadas con una pinza (Tabla 3). Para el Molle de beber no se pudo recuperar ninguna de las semillas no germinadas debido a que éstas se desintegraron durante la realización del experimento, lo mismo ocurrió con algunas semillas del Tumiñico. Finalmente, existieron semillas en donde fue imposible determinar su estado vital por ello se decidió ponerlas a germinar nuevamente por 2 meses en cápsulas de petri acondicionadas con algodón y papel de filtro y colocadas en cámaras de germinación con la misma temperatura y fotoperiodo de los experimentos ya realizados. Las semillas

recuperadas del tratamiento con **frutos intactos** fueron limpiadas de restos de pulpa y lavadas antes de ser puestas a germinar nuevamente (Tabla 3).

Tabla 3. Especies de plantas en donde se evaluó el estado de las semillas luego de la finalización del experimento de germinación.

Especies de plantas	Identificación de semillas muertas	Germinación post-experimento
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	✓	✓
<i>Lantana camara</i> ¹	✓	✓
<i>Lycium cestroides</i>	✓	✓
<i>Schinus fasciculatus</i>	✓	
<i>Zanthoxylum coco</i> ²	✓	✓

¹Sólo se realizó la evaluación del estado de las semillas después de la finalización del segundo experimento (2011-12).

²Las semillas recuperadas del tratamiento **Frutos intactos** fueron puestas en remojo durante dos días para separar el mesocarpio oleoso –similar al procedimiento utilizado para el tratamiento de **semillas con extracción manual de la pulpa**- antes de ser puestas a germinar nuevamente.

Análisis estadísticos

Para las siete especies de plantas seleccionadas se calculó el número y la proporción de semillas germinadas por tratamiento al finalizar el experimento (Traveset y Verdú 2002). Para cada especie de planta, para evaluar si existen diferencias en la proporción de semillas germinadas entre los tres tratamientos se realizaron análisis no paramétricos de Kruskal-Wallis debido a que no se cumplían los supuestos de normalidad de los residuos. En caso de encontrarse diferencias entre tratamientos se utilizó la comparación múltiple brindada por Infostat según Conover (1999). Los análisis no paramétricos de Kruskal-Wallis se realizaron con Infostat (Di Rienzo *et al.* 2009). En todos los casos se consideró un $p \leq 0,05$ para evaluar la significancia de las diferencias. Los gráficos de Cajas o “Box plot” se realizaron con STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc. 2001).

Para comparar los tiempos de germinación de las semillas entre los tres tratamientos para cada especie se usaron pruebas no paramétricas de log-rank dentro de los Análisis de Supervivencia, debido a que los tiempos de germinación no poseen una distribución normal. La prueba no paramétrica de log-rank, es el método más usado para comparar la supervivencia – en este caso, tiempos de germinación de las semillas- que toma en cuenta todo el periodo de tiempo del experimento para el análisis. A su vez, tiene la ventaja de que

no requiere supuestos sobre la forma de la curva de supervivencia – en este caso, curva de germinación de semillas- y sobre la distribución de los tiempos de germinación. También considera las semillas no germinadas al final del experimento. Este análisis fue utilizado para testear la hipótesis nula de que no hay diferencias entre los tratamientos (**semillas ingeridas**, **frutos intactos** y **semillas con extracción manual de la pulpa**) en la probabilidad de que una semilla germine en un tiempo cualquiera (día). Estos análisis están basados en el tiempo de germinación de las semillas (eventos), y para cada tiempo de germinación se calcula el número observado de semillas germinadas en cada tratamiento y el número esperado si no hubiese diferencia entre tratamientos. Para realizar estos análisis se empleó el módulo Análisis de Supervivencia Kaplan-Meier disponible en SPSS 17. Se compararon los tratamientos de a pares con un test Log-Rank no paramétrico (Mantel-Cox). Esta prueba primero realiza un ordenamiento para cada tiempo de germinación usando el procedimiento de Mantel (Mantel 1967), luego, para cada tratamiento, calcula un valor de Chi-cuadrado que se usa para probar la hipótesis nula. En todos los casos se consideró un $p \leq 0,05$ para evaluar la significancia de las diferencias entre tratamientos (Vange *et al.* 2004, Traveset *et al.* 2008).

Resultados

Germinabilidad general

Los análisis realizados muestran que en la mayoría de las especies se encontraron diferencias en la proporción de semillas germinadas, excepto para el Tala y el Piquillín donde no hubo diferencias entre los tres tratamientos (Tabla 4). Del resto de las especies, las **semillas ingeridas** germinaron en mayor proporción que los **frutos intactos** y esta diferencia fue estadísticamente significativa para todas las especies, salvo para el Moradillo (Tabla 4). Sólo para el Moradillo y el Coco se encontraron diferencias significativas entre la proporción de **semillas ingeridas** germinadas y aquéllas **con extracción manual de la pulpa** (Tabla 4). Finalmente, la proporción de semillas germinadas fue mayor para el tratamiento de **semillas con extracción manual de la pulpa** en comparación con los **frutos intactos**, pero esta diferencia fue significativa sólo para el Tumiñico y el Moradillo (Tabla 4).

Tabla 4. Resumen de los resultados de las pruebas estadísticas de Kruskal-Wallis sobre la proporción de semillas germinadas en los tres tratamientos para las siete especies seleccionadas. **F: fruto intacto, G: semillas ingeridas, M: semillas con extracción manual de la pulpa** (Para más detalles ver en Apéndice V).

Especies	Tratamientos		
	F vs. M	M vs. G	F vs. G
Tala	F<M	M<G	F<G
Piquillín	F<M	M>G	F<G
Bandera española ¹	F<M	M<G	F<G*
	F<M	M<G	F<G*
Molle de beber	F<M	M<G	F<G*
Tumiñico ²	F<M*	M>G	F<G*
	F<M*	M>G	F<G*
Moradillo	F<M*	M>G*	F>G
Coco	F<M	M>G*	F<G*

¹La primera fila corresponde al experimento del 2009-10, y la segunda al experimento del 2011-12.

²La segunda fila corresponde al experimento realizado sólo con las semillas ingeridas de *Elaenia* spp.

*diferencias significativas $p < 0,05$, Test de Kruskal-wallis y comparaciones a posteriori.

Velocidades de germinación generales

En todas las especies de plantas seleccionadas se encontraron diferencias significativas en las velocidades de germinación entre las **semillas ingeridas** y las con **extracción manual de la pulpa** (Tabla 5). En cuatro especies las **semillas ingeridas** por las aves presentaron mayores velocidades de germinación (menores tiempos de germinación) en comparación con **las semillas con extracción manual de la pulpa**, y en tres especies se observó el patrón opuesto, es decir que no se observó una misma tendencia entre todas las especies (Tabla 5). A su vez, las **semillas ingeridas** y las **con extracción manual de la pulpa** presentaron mayores velocidades de germinación en comparación con los **frutos intactos** y estas diferencias fueron estadísticamente significativas para la mayoría de las especies (Tabla 5).

Tabla 5. Resumen de los resultados y pruebas estadísticas de los tiempos de germinación de las semillas entre los tres tratamientos (Supervivencia Kaplan Meier, test Log-Rank para comparaciones entre parejas de tratamientos) para las siete especies de plantas seleccionadas. **F: fruto intacto, G: semillas ingeridas, M: semillas con extracción manual de la pulpa.**

Especies	Tratamientos		
	F vs. M	M vs. G	F vs. G
Tala	F>M*	M>G*	F>G*
Piquillín	F>M*	M<G*	F>G
Bandera española ¹	F>M*	M>G*	F>G*
Molle de beber	F>M*	M>G*	F>G*
Tumiñico	F>M*	M<G*	F>G*
Moradillo	F>M*	M<G*	F>G
Coco	F>M	M>G*	F>G*

¹La primera fila corresponde al experimento del 2009-10, y la segunda al experimento del 2011-12.

*diferencias significativas $p < 0,05$, Test de Log-Rank (Mantel-Cox) de comparaciones entre parejas de tratamientos.

Tala (*Celtis ehrenbergiana*)

Germinabilidad

En los tres tratamientos realizados: **semillas ingeridas, frutos intactos y semillas con extracción manual de la pulpa**, más del 50% de las semillas de Tala germinaron. La proporción de semillas germinadas no presentó diferencias estadísticamente significativas entre los tres tratamientos (Kruskall wallis, $H = 3,847$, $df = 2$, $p = 0,1461$, Figura 3). Sin embargo, la variabilidad de semillas germinadas dentro de los tratamientos de **fruto intacto** y **semillas con extracción manual de la pulpa** fue muy elevada en comparación con las **semillas ingeridas** (Figura 3, para detalles sobre los resultados ver Apéndice V, Tabla 1).

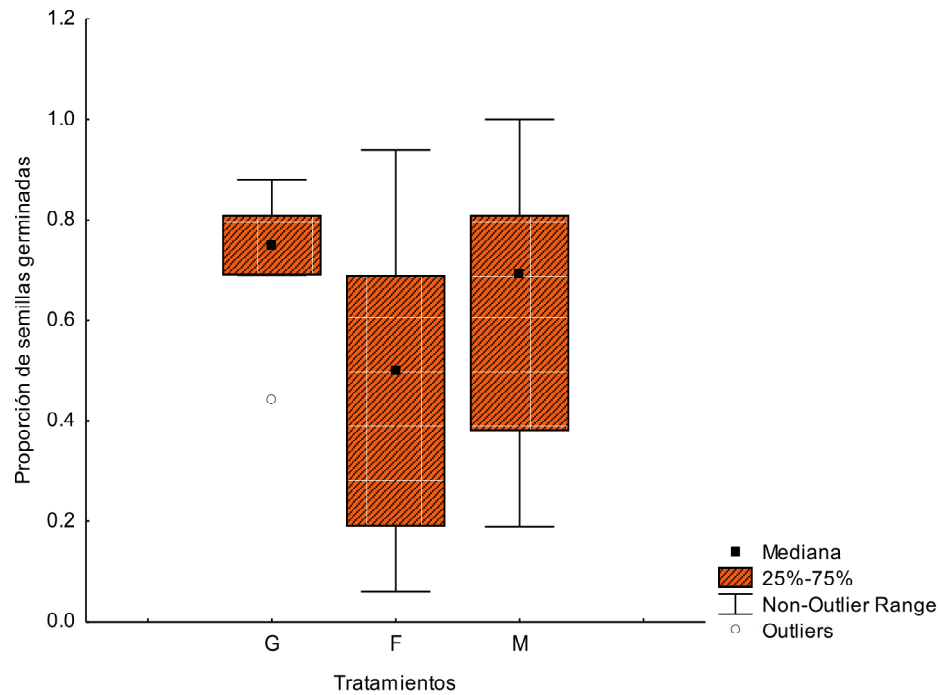


Figura 3. Proporción de semillas germinadas de Tala (*Celtis ehrenbergiana*) en los tres tratamientos. **G: semillas ingeridas**, Mediana: 0,75; **F: frutos intactos**, Mediana: 0,50; **M: semillas con extracción manual de la pulpa**, Mediana: 0,69.

Velocidad de germinación

Las semillas de Tala ingeridas por aves comenzaron a germinar a los 3 días desde la siembra, en cambio, las semillas de los otros tratamientos comenzaron a germinar a los 7 días desde la siembra. Las semillas de todos los tratamientos germinaron a una tasa elevada durante los primeros 50 días pero luego de ese periodo la velocidad de germinación decreció (Figura 4).

Se encontraron mayores velocidades de germinación en las **semillas ingeridas** en comparación con los **frutos intactos** y las **semillas con extracción manual de la pulpa** (test de Log-Rank $\chi^2 = 56,243$, $df = 2$, $p = 0,000$ y test de Log-Rank $\chi^2 = 33,703$, $df = 2$, $p = 0,000$ respectivamente, Figura 4). Finalmente, las **semillas con extracción manual de la pulpa** presentaron velocidades de germinación significativamente mayores a los **frutos intactos** (test de Log-Rank $\chi^2 = 5,106$, $df = 2$, $p = 0,024$, Figura 4).

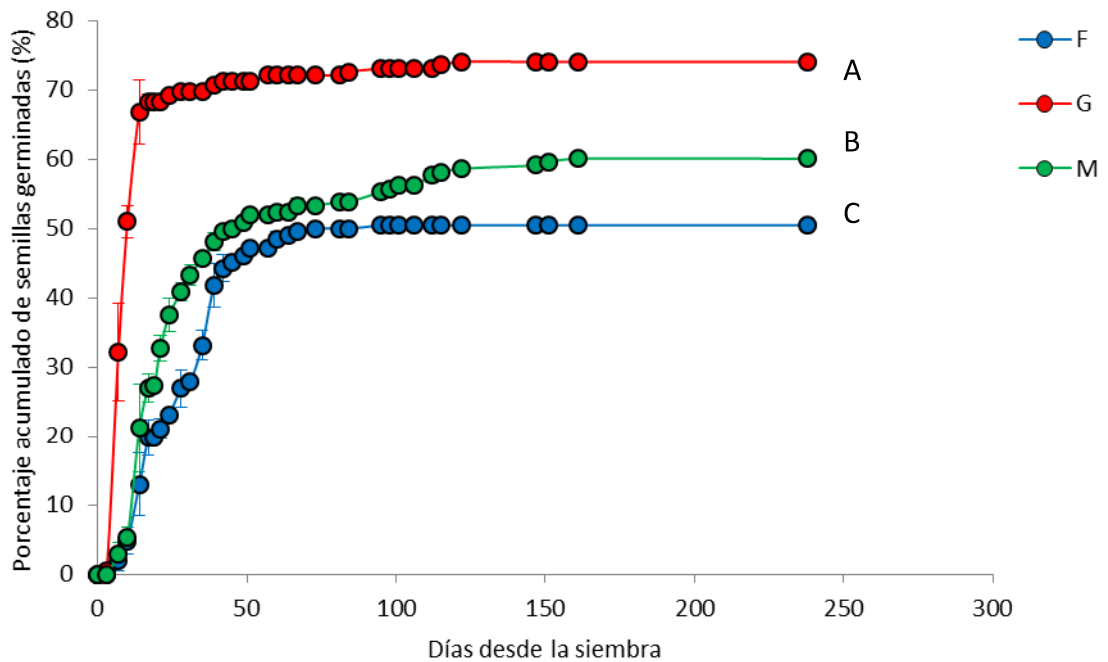


Figura 4. Porcentaje acumulado de semillas germinadas (media \pm E.E) de Tala (*Celtis ehrenbergiana*) durante la duración del experimento (días) en los tres tratamientos de germinación: **F: fruto intacto**, **G: semillas ingeridas**, **M: semillas con extracción manual de la pulpa**. Cada punto representa una fecha con eventos de germinación; no se grafican puntos en los días que no se registró germinación. Las letras distintas al lado de las curvas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Condición de las semillas post-experimento de germinación

Aproximadamente la mitad de las semillas de Tala que se encontraron en los tres tratamientos luego de la finalización del experimento de germinación estaban muertas (para detalles sobre los resultados ver Apéndice V, Tabla 3). No se pudieron recuperar un 11% de las semillas no germinadas del tratamiento de **semillas ingeridas**, un 19% de las semillas en los **frutos intactos** y un 11% de las **semillas con extracción manual de la pulpa**. No germinó ninguna de las semillas que fueron recuperadas durante los dos meses de duración del experimento (para detalles sobre los resultados ver Apéndice V, Tabla 2).

Piquillín (*Condalia spp.*)

Germinabilidad

En los tres tratamientos realizados con las semillas de Piquillín se encontraron porcentajes de germinación muy variados, desde un 5% los **frutos intactos** hasta un 56% para las **semillas con extracción manual de la pulpa**. Sin embargo, la proporción de semillas germinadas no presentó diferencias estadísticamente significativas entre los tres tratamientos (Kruskall wallis, $H= 3,447$, $df = 2$, $p= 0,178$, Figura 5, para detalles sobre los resultados ver Apéndice V, Tabla 1).

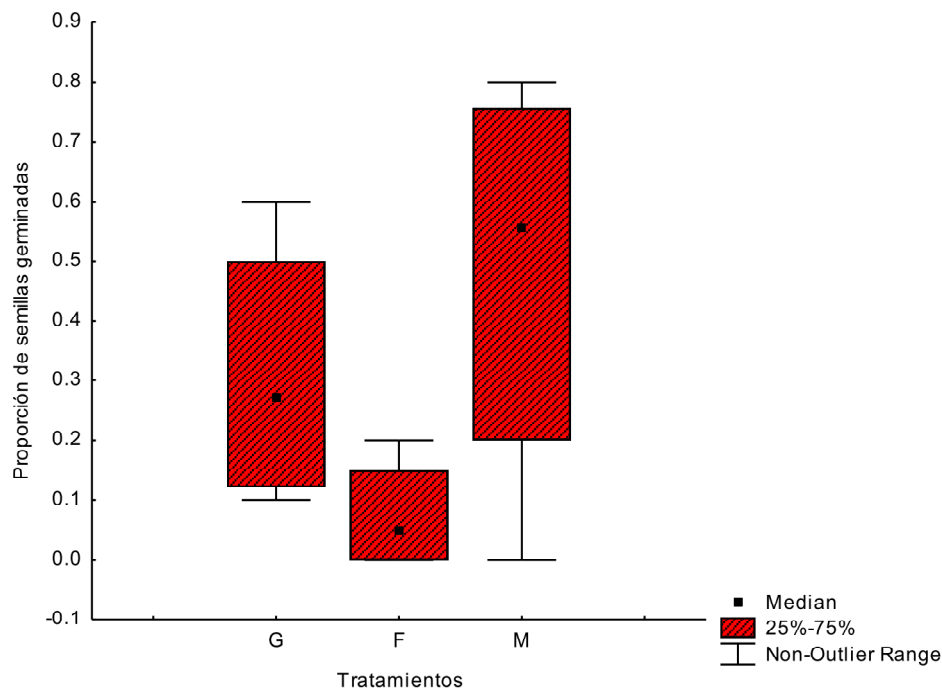


Figura 5. Proporción de semillas germinadas de Piquillín (*Condalia spp.*) en los tres tratamientos **G: semillas ingeridas**, Mediana: 0,27; **F: frutos intactos**, Mediana: 0,05; **M: semillas con extracción manual de la pulpa**, Mediana: 0,56.

Velocidad de germinación

Las semillas de Piquillín con **extracción manual de la pulpa** comenzaron a germinar a los 11 días desde la siembra, en cambio, las **semillas ingeridas** y los **frutos intactos** comenzaron a germinar a los 14 y 76 días respectivamente. Las semillas ingeridas y las con extracción manual de la pulpa germinaron a una tasa elevada durante los primeros 140 días. Luego de ese periodo, no se registró germinación de semillas en todos los tratamientos.

Se encontraron mayores velocidades de germinación en las **semillas ingeridas** en comparación con los **frutos intactos** pero estas diferencias no fueron estadísticamente significativas (test de Log-Rank $\chi^2 = 3,451$, $df = 2$, $p = 0,063$, Figura 6). Las **semillas con extracción manual de la pulpa** presentaron mayores velocidades de germinación en comparación con las **semillas ingeridas** (test de Log-Rank $\chi^2 = 4,003$, $df = 2$, $p = 0,045$). Finalmente, las **semillas con extracción manual de la pulpa** presentaron velocidades de germinación significativamente mayores a los **frutos intactos** (test de Log-Rank $\chi^2 = 12,077$, $df = 2$, $p = 0,001$, Figura 6).

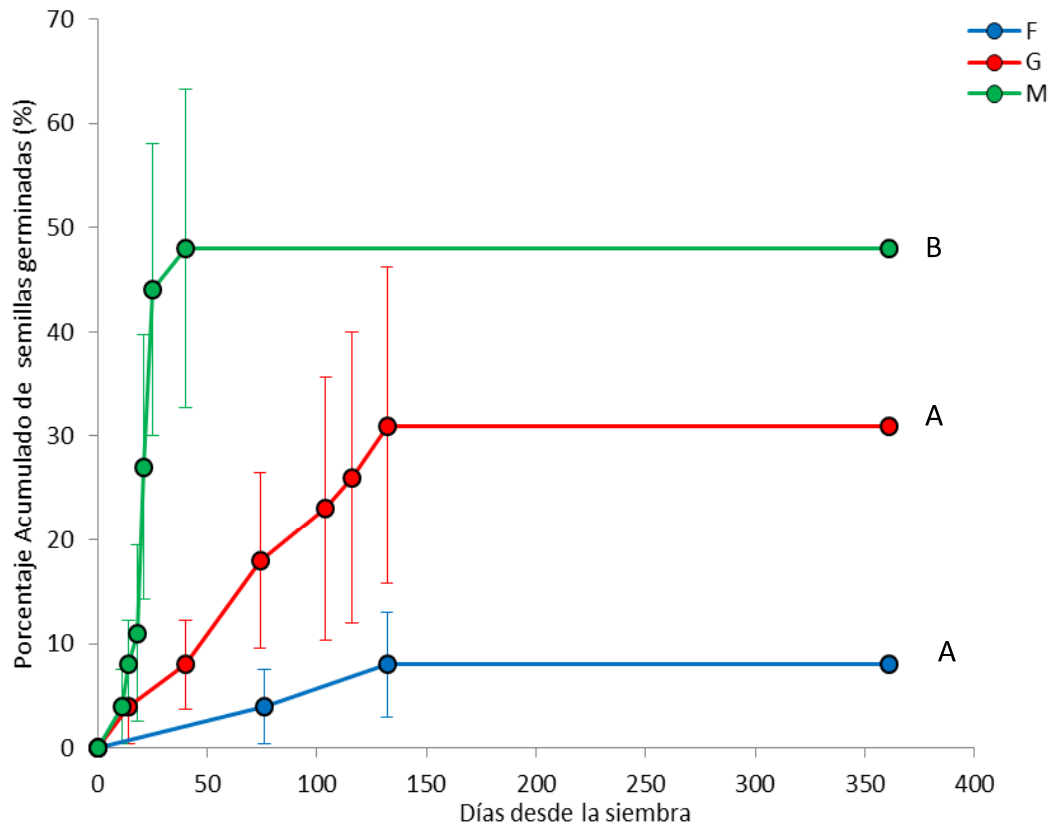


Figura 6. Porcentaje acumulado de semillas germinadas (media \pm E.E) de Piquillín (*Condalia* spp.) durante la duración del experimento (días) en los tres tratamientos de germinación: **F: fruto intacto, G: semillas ingeridas, M: semillas con extracción manual de la pulpa.** Cada punto representa un evento de germinación; no se grafican puntos en los días que no se registró germinación. Las letras distintas al lado de las curvas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Molle de beber (*Lithraea molleoides*)

Germinabilidad

En los tres tratamientos realizados con las semillas de Molle de beber se encontraron porcentajes de germinación muy variados, desde un 20% para los **frutos intactos** hasta un 70% para las **semillas ingeridas**. La proporción de semillas germinadas presentó diferencias estadísticamente significativas entre los tres tratamientos (Kruskall wallis, $H=12,36$, $p=0,0015$, Figura 7). La proporción de semillas germinadas fue significativamente mayor en

las **semillas ingeridas** en comparación con los **frutos intactos**. Sin embargo, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las **semillas ingeridas** y las **semillas con extracción manual de la pulpa**, y entre este último tratamiento y los **frutos intactos** (Figura 7, para detalles sobre los resultados ver Apéndice V, Tabla 1).

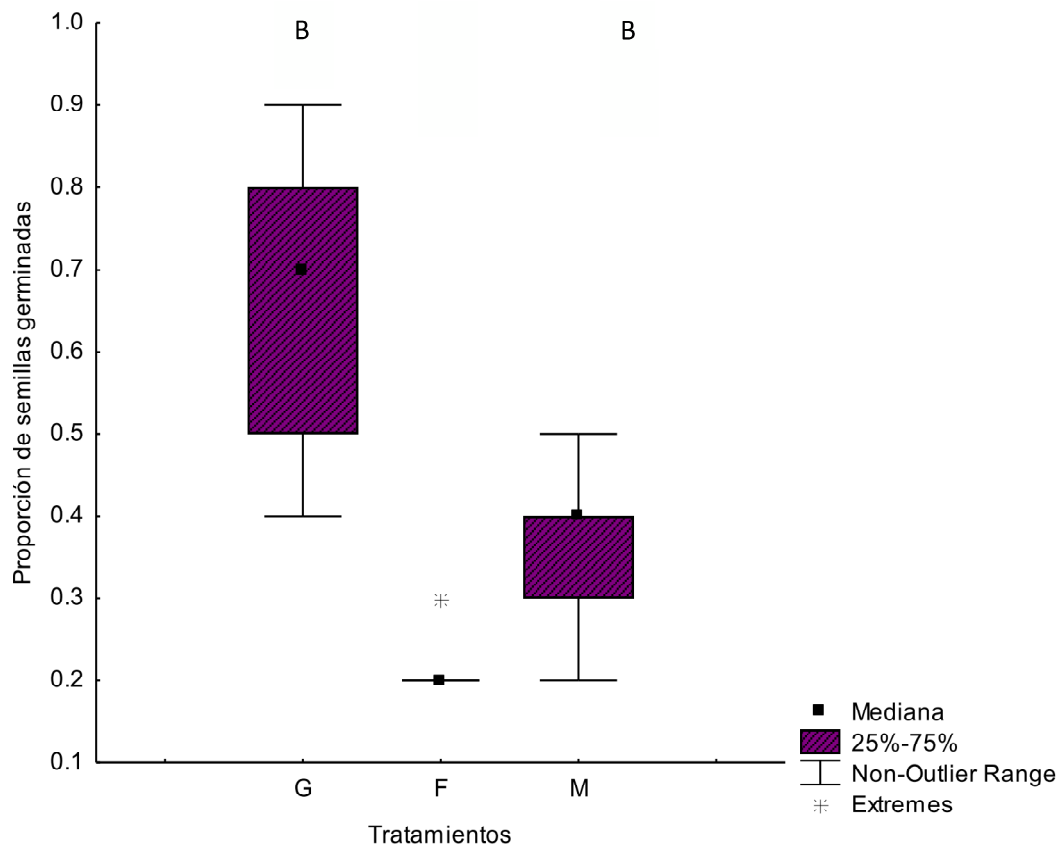


Figura 7. Proporción de semillas germinadas de Molle de beber (*Lithraea molleoides*) en los tres tratamientos. **G: semillas ingeridas**, Mediana=0,70; **F: frutos intactos**, Mediana=0,20; **M: semillas con extracción manual de la pulpa**, Mediana= 0,40. Las letras distintas sobre las cajas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Velocidad de germinación

Las **semillas con extracción manual de la pulpa** y las **semillas ingeridas** comenzaron a germinar a los 6 días desde la siembra, en cambio, los **frutos intactos** comenzaron a germinar a los 9 días desde la siembra. Las semillas de todos los tratamientos

germinaron a una tasa elevada durante los primeros 30 días. Luego de ese periodo, la velocidad de germinación de las semillas decreció.

Se encontraron mayores velocidades de germinación en las **semillas ingeridas** en comparación con los **frutos intactos** y con las **semillas con extracción manual de la pulpa** (test de Log-Rank $\chi^2 = 24,007$, $df = 2$, $p = 0,000$ y test de Log-Rank $\chi^2 = 5,757$, $df = 2$, $p = 0,016$ respectivamente, Figura 8). Las **semillas con extracción manual de la pulpa** presentaron velocidades de germinación significativamente mayores a los **frutos intactos** (test de Log-Rank $\chi^2 = 4,270$, $df = 2$, $p = 0,039$, Figura 8).

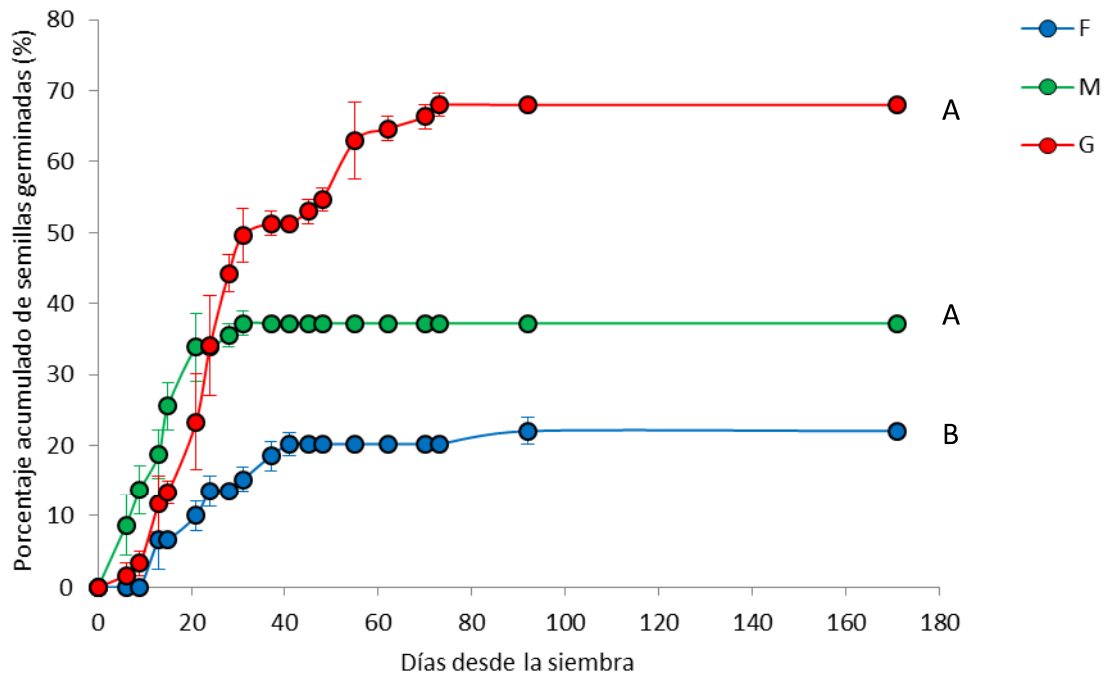


Figura 8. Porcentaje acumulado de semillas germinadas (media \pm E.E) de Molle de beber (*Lithraea molleoides*) durante la duración del experimento (días) en los tres tratamientos de germinación. **F: fruto intacto, G: semillas ingeridas, M: semillas con extracción manual de la pulpa.** Cada punto representa una fecha con eventos de germinación; no se grafican puntos en los días que no se registró germinación. Las letras distintas al lado de las curvas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Condición de las semillas post-experimento de germinación

Más de la mitad de las semillas no germinadas de Molle de beber no se recuperaron luego de la finalización del experimento (Apéndice V, Tabla 2). Posiblemente estas semillas sufrieron un proceso de descomposición durante el transcurso del experimento de germinación. El 14% de las semillas no germinadas del tratamiento **frutos intactos** y el 48% de las **semillas con extracción manual de la pulpa** estaban muertas. No se pudo recuperar ninguna semilla para poner a germinar (para detalles sobre los resultados ver Apéndice V, Tabla 2).

Tumiñico (*Lycium cestroides*)

Germinabilidad

En los tres tratamientos realizados con las semillas del Tumiñico se encontraron porcentajes de germinación menores al 40%. La proporción de semillas germinadas varió entre los tres tratamientos (Kruskall wallis, $H= 17,11$, $df = 2$, $p = 0,0002$, Figura 9), encontrándose una menor proporción de semillas germinadas provenientes de los **frutos intactos**. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la proporción de semillas germinadas entre las **semillas ingeridas** y las **semillas con extracción manual de la pulpa**, pero si entre este último tratamiento y los **frutos intactos** (para detalles sobre los resultados ver Apéndice V, Tabla 1).

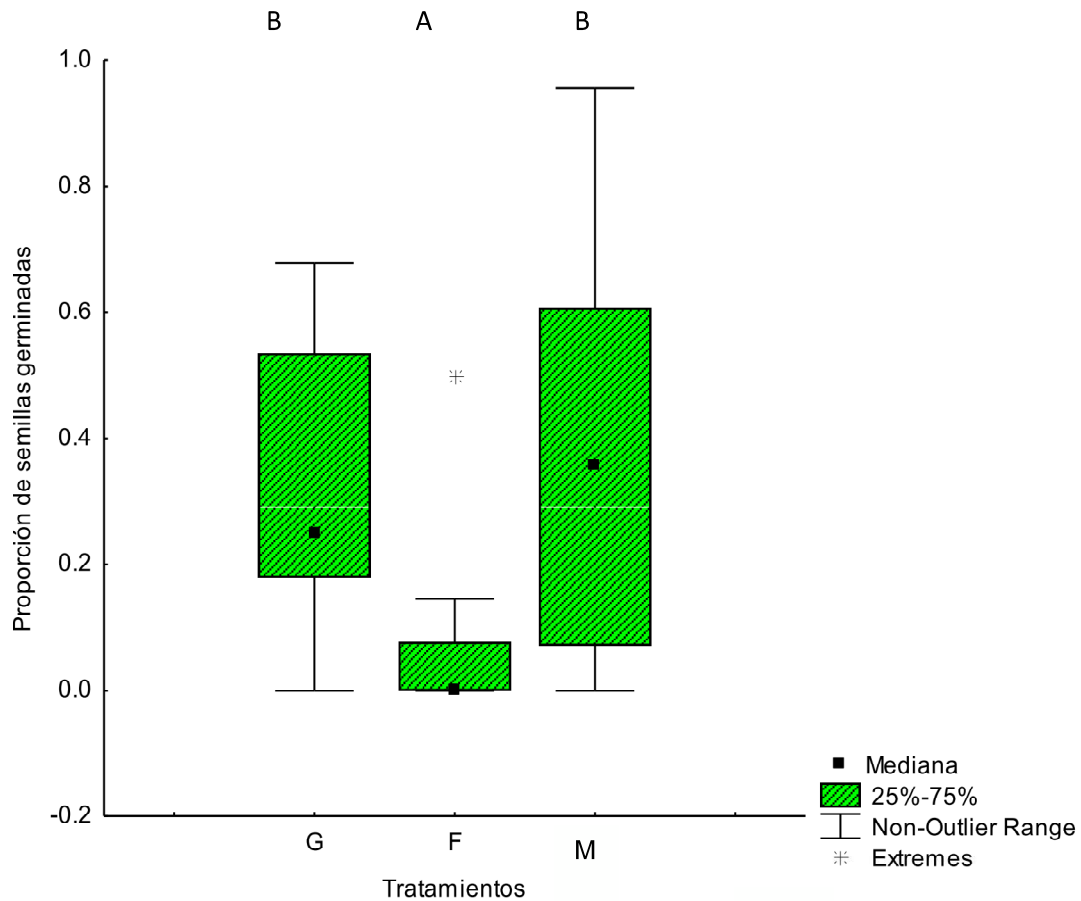


Figura 9. Proporción de semillas germinadas de Tumiñico (*Lycium cestroides*) en los tres tratamientos: **G: semillas ingeridas**, Mediana=0,25; **F: frutos intactos**, Mediana=0,00; **M: semillas con extracción manual de la pulpa**, Mediana= 0,36. Las letras distintas sobre las cajas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Velocidad de germinación

Las **semillas con extracción manual de la pulpa** comenzaron a germinar a los 4 días desde la siembra, en cambio, las **semillas ingeridas** y los **frutos intactos** comenzaron a germinar a los 8 y 10 días respectivamente. Asimismo, las semillas de todos los tratamientos germinaron a una tasa elevada durante los primeros 30 días y luego de ese periodo su velocidad decreció.

Se encontraron mayores velocidades de germinación de las **semillas ingeridas** en comparación con los **frutos intactos** (test de Log-Rank $\chi^2 = 130,102$, $df = 2$, $p = 0,000$ Figura 10). Finalmente, las **semillas con extracción manual de la pulpa** presentaron

velocidades de germinación significativamente mayores a las **semillas ingeridas** y los **frutos intactos** (test de Log-Rank $\chi^2 = 3,944$, $df = 2$, $p = 0,047$, test de Log-Rank $\chi^2 = 168,646$, $df = 2$, $p = 0,000$ respetivamente, Figura 10).

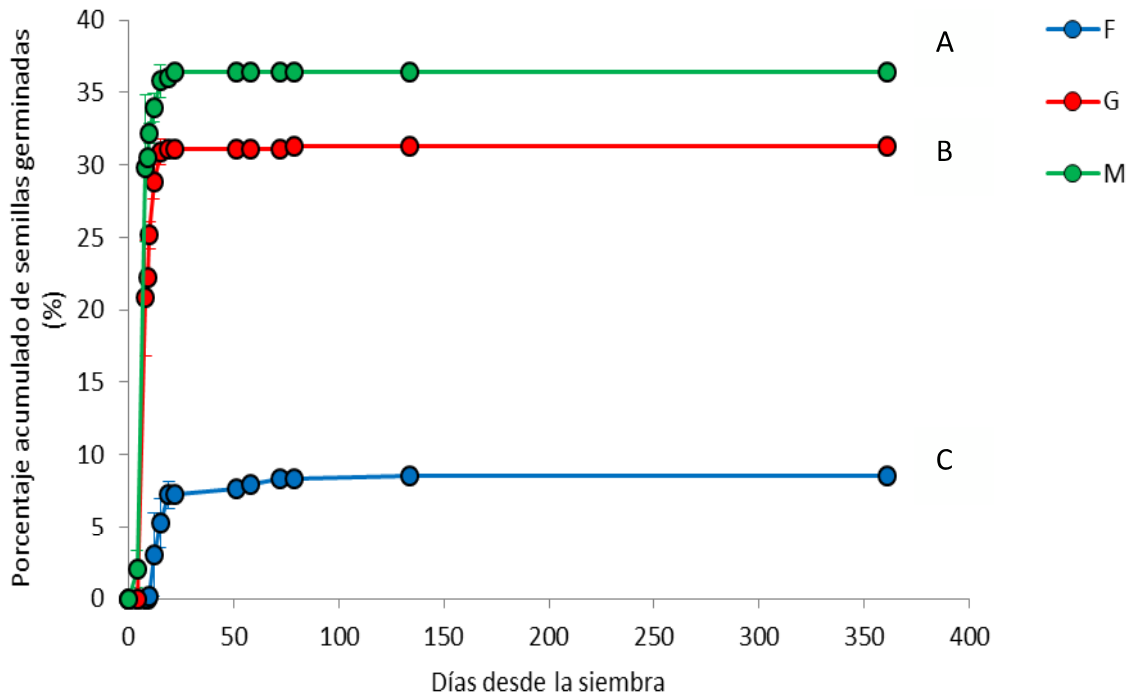


Figura 10. Porcentaje acumulado de semillas germinadas (media \pm E.E) de Tumiñico (*Lycium cestroides*) durante la duración del experimento (días) en los tres tratamientos de germinación: **F: fruto intacto**, **G: semillas ingeridas**, **M: semillas con extracción manual de la pulpa**. Cada punto representa una fecha con eventos de germinación; no se grafican puntos en los días que no se registró germinación. Las letras distintas al lado de las curvas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Fíos (Elaenia spp.) consumidores de frutos de Tumiñico

El 72% de las defecaciones con semillas de Tumiñico utilizadas para los experimentos de germinación pertenecieron a dos especies de Fíos: *Elaenia parvirostris* y *Elaenia albiceps*. Por ello, se realizó un análisis por separado por estas dos especies de aves dispersoras.

Los resultados fueron muy similares a los encontrados en el experimento anterior que incluyó todas las semillas ingeridas de Tumiñico. En los tres tratamientos realizados se encontraron porcentajes de germinación menores al 40%. La proporción de semillas germinadas varió entre los tres tratamientos con el mismo patrón de resultados del experimento anterior (Kruskall wallis, $H=9,79$, $p=0,0064$, Figura 11). Se encontró una menor proporción de semillas germinadas en el tratamiento con **frutos intactos**. Al igual que en el experimento anterior, se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la proporción de semillas germinadas entre los **frutos intactos** y las **semillas con extracción manual de la pulpa**, y no hubo diferencias entre las **semillas ingeridas** y entre este último tratamiento (Figura 11, para detalles sobre los resultados ver Apéndice V, Tabla 1).

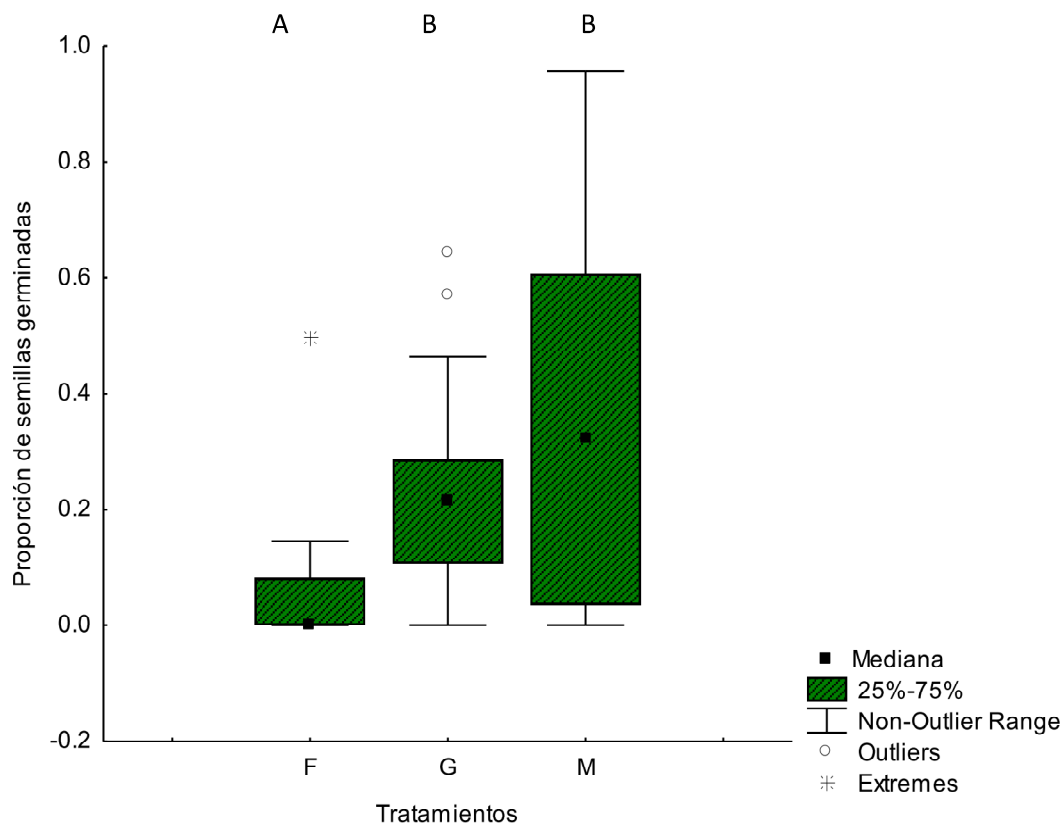


Figura 11. Proporción de semillas germinadas de Tumiñico (*Lycium cestroides*) en los tres tratamientos **G: semillas ingeridas** por los Fíos (*Elaenia* spp.), Mediana= 0,21; **F: frutos intactos**, Mediana= 0,00; **M: semillas con extracción manual de la pulpa**, Mediana= 0,32. Las letras distintas sobre las cajas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Condición de las semillas post-experimento de germinación

Menos de la mitad de las semillas de Tumiñico que se encontraron en los tres tratamientos luego de la finalización del experimento de germinación estaban muertas (para detalles sobre los resultados ver Apéndice V, Tabla 2). El resto de las semillas no germinadas de los tratamientos con **semillas ingeridas** (78%) y **semillas con extracción manual de la pulpa** (60%) no pudieron ser recuperadas luego de la finalización del experimento. Posiblemente estas semillas estaban muertas y se desintegraron durante el periodo del experimento. Del tratamiento con **frutos intactos** se recuperaron un 70% de las semillas no germinadas ya que las restantes se encontraban muertas. Estas semillas

recuperadas fueron lavadas y puestas a germinar nuevamente. Un 69% de estas semillas recuperadas de los frutos intactos germinaron (para detalles sobre los resultados ver Apéndice V, Tabla 2).

Moradillo (*Schinus fasciculatus*)

Germinabilidad

En los tres tratamientos realizados se encontraron porcentajes de germinación muy variados, desde un 15% para las **semillas ingeridas** hasta un 85% para las **semillas con extracción manual de la pulpa**. La proporción de semillas germinadas fue significativamente mayor para las **semillas con extracción manual de la pulpa** (Kruskall wallis, $H=13,10$, $p=0,001$, Figura 12). Se encontraron diferencias significativas en la proporción de semillas germinadas entre los **frutos intactos** y las **semillas con extracción manual de la pulpa**, y entre las **semillas ingeridas** y este último tratamiento (Figura 12, para detalles sobre los resultados ver Apéndice V, Tabla 1).

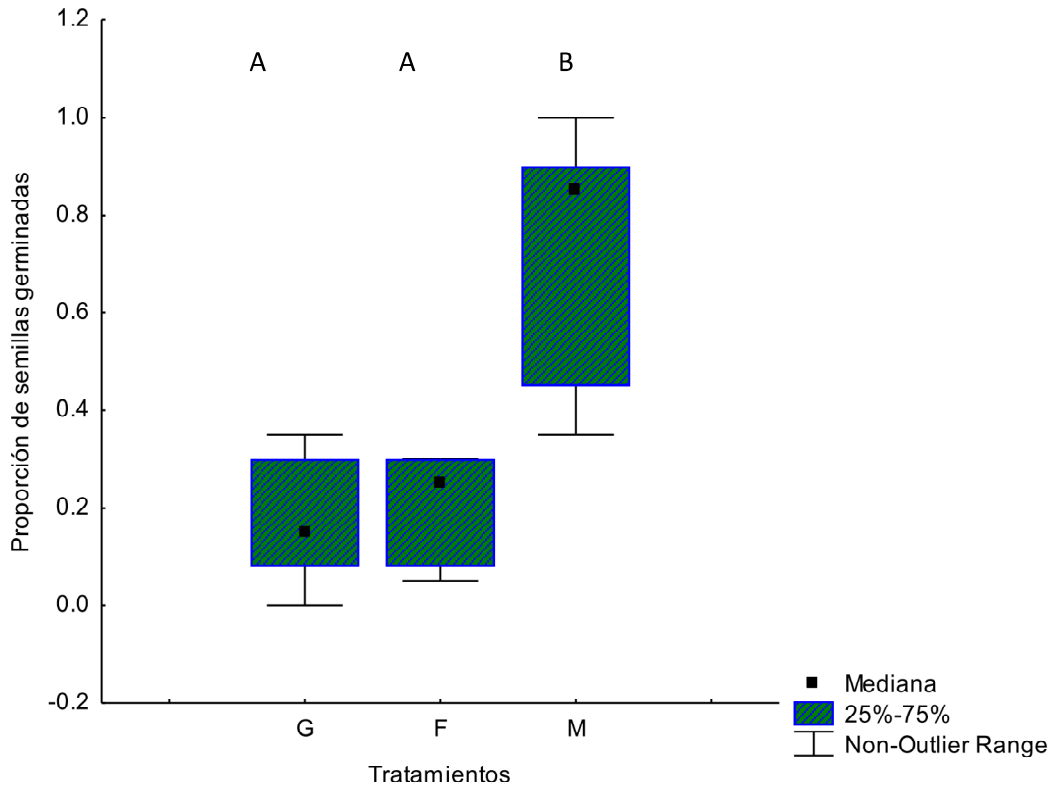


Figura 12. Proporción de semillas germinadas de Moradillo (*Schinus fasciculatus*) en los tres tratamientos: **G: semillas ingeridas**, Mediana=0,15; **F: frutos intactos**, Mediana= 0,25; **M: semillas con extracción manual de la pulpa**; Mediana= 0,85. Las letras distintas sobre las cajas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Velocidad de germinación

Las semillas de Moradillo **con extracción manual de la pulpa** comenzaron a germinar a los 2 días desde la siembra, en cambio, las **semillas ingeridas** y los **frutos intactos** comenzaron a germinar a los 6 y 9 días respectivamente. Cabe destacar que las semillas de los tres los tratamientos germinaron a una tasa elevada durante los primeros 50 días y luego de ese periodo, su velocidad de germinación decreció.

Se encontraron mayores velocidades de germinación en las **semillas ingeridas** en comparación con los **frutos intactos** pero estas diferencias no fueron estadísticamente significativas (test de Log-Rank $\chi^2 = 0,181$, $df = 2$, $p = 0,670$, Figura 13). Las **semillas con extracción manual de la pulpa** presentaron menores tiempos de germinación en comparación con las **semillas ingeridas** y los **frutos intactos** (test de Log-Rank $\chi^2 =$

76,590, $df = 2$, $p = 0,000$, test de Log-Rank $\chi^2 = 83,855$, $df = 2$, $p = 0,000$ respectivamente, Figura 13).

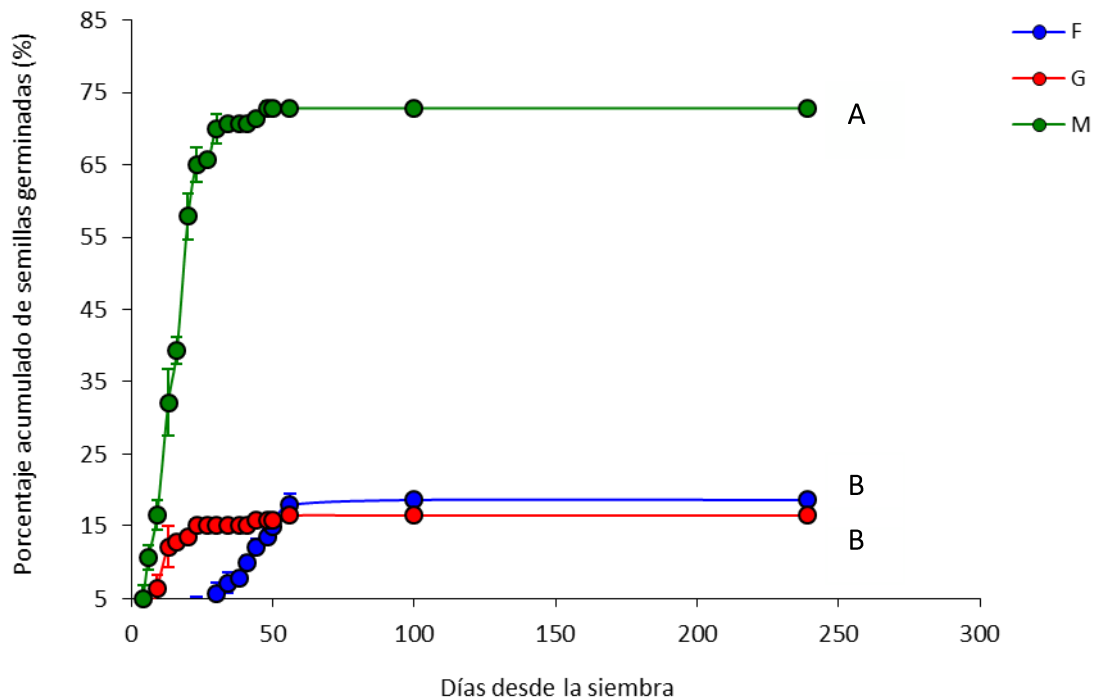


Figura 13. Porcentaje acumulado de semillas germinadas (media \pm E.E) de Moradillo (*Schinus fasciculatus*) durante la duración del experimento (días) en los tres tratamientos de germinación: **F: fruto intacto, G: semillas ingeridas, M: semillas con extracción manual de la pulpa.** Cada punto representa una fecha con eventos de germinación; no se grafican puntos en los días que no se registró germinación. Las letras distintas al lado de las curvas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Condición de las semillas post-experimento de germinación

La mayoría de las semillas no germinadas de Moradillo se encontraban muertas al finalizar el experimento de germinación (para detalles sobre los resultados ver Apéndice V, Tabla 2). No fueron recuperadas un 26% de semillas no germinadas del tratamiento **semillas ingeridas**, un 21% de semillas de los **frutos intactos** y un 5% de las **semillas con extracción manual de la pulpa**. Sólo una pequeña proporción de semillas no germinadas

del tratamiento **semillas ingeridas** se recuperó luego de la finalización del experimento y éstas fueron acondicionadas para ponerse a germinar nuevamente. Durante los dos meses del experimento no germinó ninguna semilla (para detalles sobre los resultados ver Apéndice V, Tabla 2).

Coco (*Zanthoxylum coco*)

Germinabilidad

En los tres tratamientos realizados se encontraron porcentajes de germinación muy variados, desde un 4% para los **frutos intactos** hasta un 44% para las **semillas ingeridas** de Coco. La proporción de semillas germinadas varió entre los tres tratamientos, siendo significativamente mayor para las **semillas ingeridas** (Kruskall wallis, $H=9,62$, $p=0,0066$, Figura 14). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la proporción de semillas germinadas entre los **frutos intactos** y las **semillas con extracción manual de la pulpa**, pero si existieron diferencias entre este último tratamiento y las **semillas ingeridas** (Figura 14, para detalles sobre los resultados ver Apéndice V, Tabla 1).

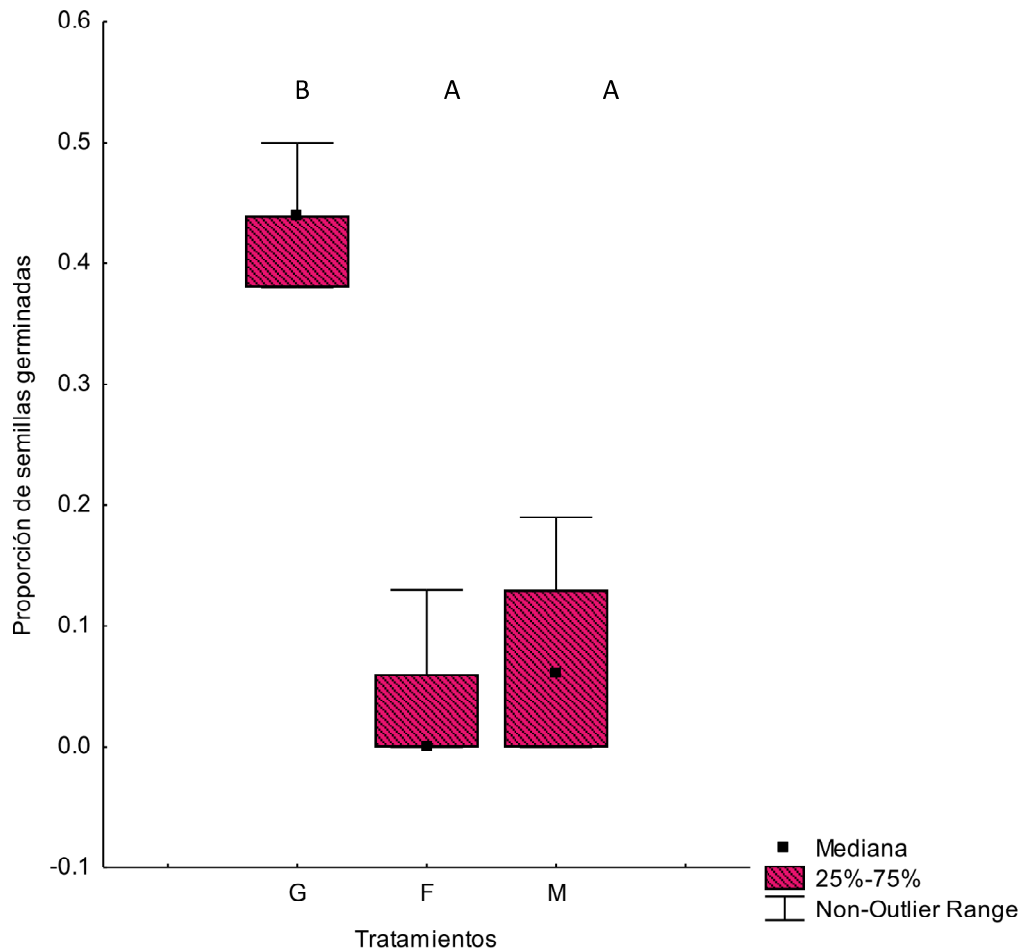


Figura 14. Proporción de semillas germinadas de Coco (*Zanthoxylum coco*) en los tres tratamientos **G: semillas ingeridas**, Mediana= 0,44; **F: frutos intactos**, Mediana= 0,00; **M: semillas con extracción manual de la pulpa**, Mediana= 0,06. Las letras distintas sobre las cajas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Velocidad de germinación

Las **semillas ingeridas** de Coco comenzaron a germinar a los 8 días desde la siembra, en cambio, los **frutos intactos** y las **semillas con extracción manual de la pulpa** comenzaron a germinar a los 29 y 67 días respectivamente. Cabe destacar que las **semillas ingeridas** por las aves fueron las únicas que germinaron a una tasa elevada durante los primeros 50 días desde la siembra (Figura 15). Las semillas de los restantes tratamientos comenzaron a germinar recién luego de los 30 días de la siembra (Figura 15).

Se encontraron mayores velocidades de germinación en las **semillas ingeridas** en comparación con los **frutos intactos** y con las **semillas con extracción manual de la pulpa** (test de Log-Rank $\chi^2 = 34,956$, $df = 2$, $p = 0,0000$ y test de Log-Rank $\chi^2 = 26,341$, $df = 2$, $p = 0.000$ respetivamente, Figura 15). Finalmente, las **semillas con extracción manual de la pulpa** presentaron velocidades de germinación mayores a los **frutos intactos** pero esta diferencia no fue estadísticamente significativa (test de Log-Rank $\chi^2 = 1,684$, $df = 2$, $p = 0,194$, Figura 15).

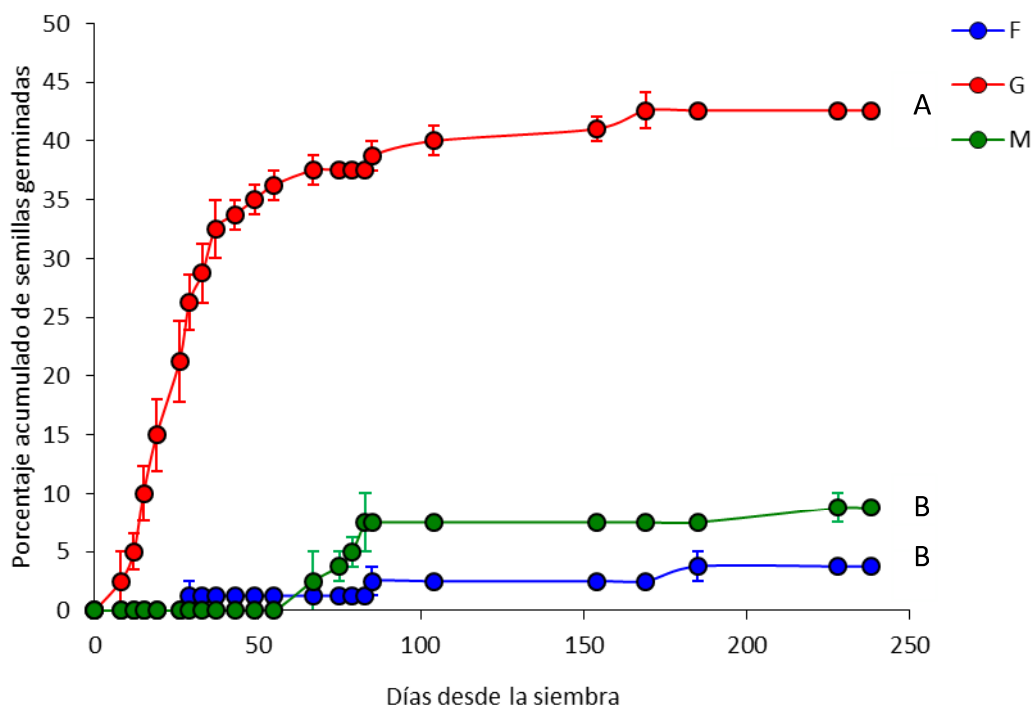


Figura 15. Porcentaje acumulado de semillas germinadas (media \pm E.E) de Coco (*Zanthoxylum coco*) durante la duración del experimento (días) en los tres tratamientos de germinación: **F: fruto intacto**, **G: semillas ingeridas**, **M: semillas con extracción manual de la pulpa**. Cada punto representa una fecha con eventos de germinación; no se grafican puntos en los días que no se registró germinación. Las letras distintas al lado de las curvas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Condición de las semillas post-experimento de germinación

La mayoría de las semillas no germinadas de Coco se recuperaron luego de la finalización del experimento y fueron acondicionadas para ponerse a germinar nuevamente (para detalles sobre los resultados ver Apéndice V, Tabla 2). Sin embargo, no se registró ninguna semilla germinada durante los dos meses de duración del experimento. Por otro lado, no se pudieron recuperar un 4% de **semillas ingeridas**, un 5% de las semillas en los **frutos intactos** y un 1% de las **semillas con extracción manual de la pulpa**. Finalmente, sólo un 7% de semillas no germinadas provenientes de los **frutos intactos** se pudieron determinar como en descomposición (para detalles sobre los resultados ver Apéndice V, Tabla 2).

Estudio de caso de una especie exótica: Bandera española (*Lantana camara*)

Germinabilidad

Experimento 2009-2010

En los tres tratamientos realizados se encontraron porcentajes de germinación muy variados, desde un 57% para las **semillas ingeridas** hasta menos del 9% para los **frutos intactos**. La proporción de semillas germinadas fue significativamente diferente entre los tres tratamientos (Kruskall wallis, $H=9,58$, $p=0,0081$, Figura 16). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre la proporción de **semillas ingeridas** germinadas y **frutos intactos** (Figura 16). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la proporción de semillas germinadas entre los **frutos intactos** y las **semillas con extracción manual de la pulpa**, y tampoco entre este último tratamiento y las **semillas ingeridas** (Figura 16, para detalles sobre los resultados ver Apéndice V, Tabla 1).

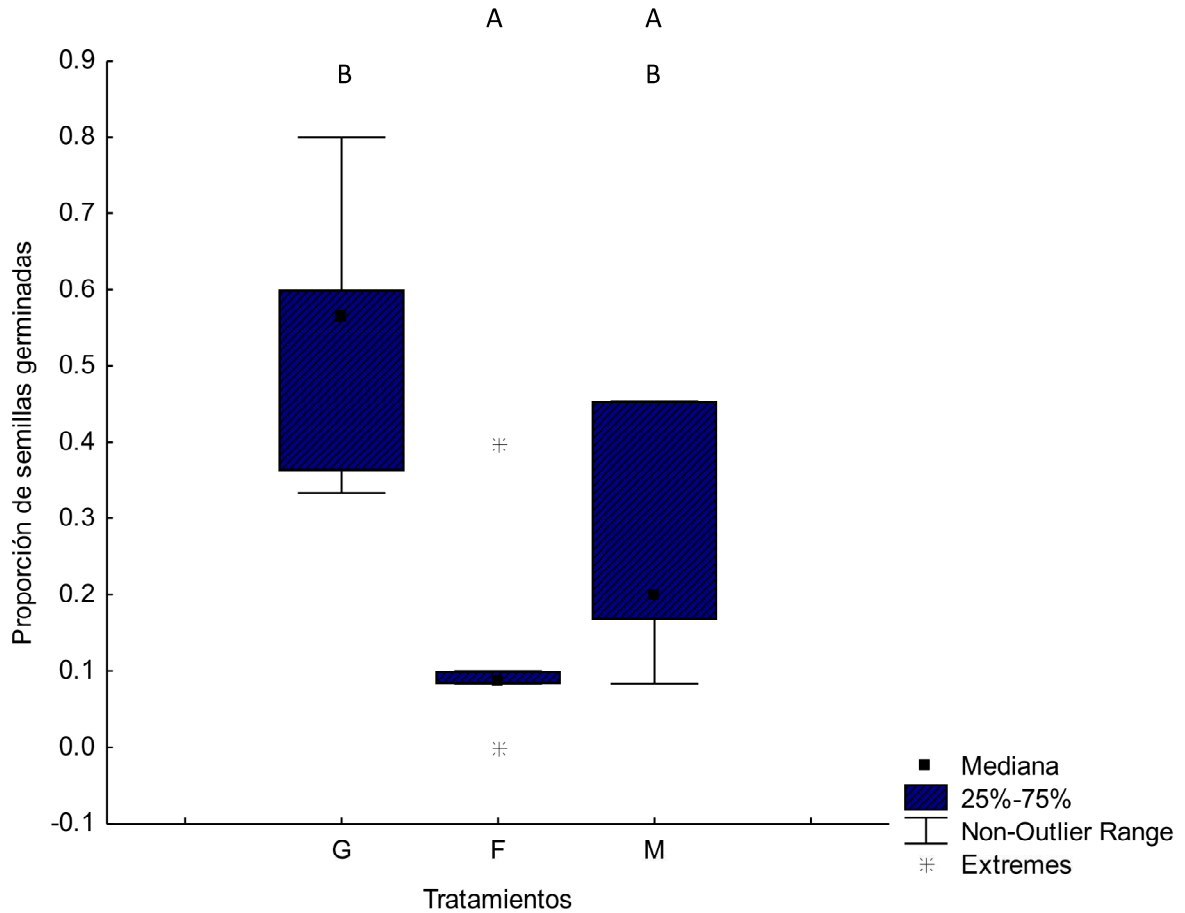


Figura 16. Proporción de semillas germinadas de Bandera Española (*Lantana camara*) en los tres tratamientos: **G: semillas ingeridas**, Mediana= 0,57; **F: frutos intactos**, Mediana=0.09; **M: semillas con extracción manual de la pulpa**, Mediana= 0,20. Las letras distintas sobre las cajas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Velocidad de germinación

Las **semillas ingeridas** y **con extracción manual de la pulpa** de la Bandera española comenzaron a germinar a los 7 días desde la siembra, en cambio, los **frutos intactos** comenzaron a germinar a los 11 días. Asimismo, las semillas de todos los tratamientos presentaron tasas de germinación elevadas durante los primeros 150 días desde la siembra y luego de ese periodo su velocidad decreció (Figura 17).

Se encontraron mayores velocidades de germinación en las **semillas ingeridas** en comparación con los **frutos intactos** y con las **semillas con extracción manual de la pulpa**

(test de Log-Rank $\chi^2 = 24,337$, $df = 2$, $p = 0,0000$ y test de Log-Rank $\chi^2 = 7,585$, $df = 2$, $p = 0,006$ respectivamente, Figura 17). Finalmente, las **semillas con extracción manual de la pulpa** presentaron velocidades de germinación significativamente mayores a los **frutos intactos** (test de Log-Rank $\chi^2 = 4,368$, $df = 2$, $p = 0,037$, Figura 17).

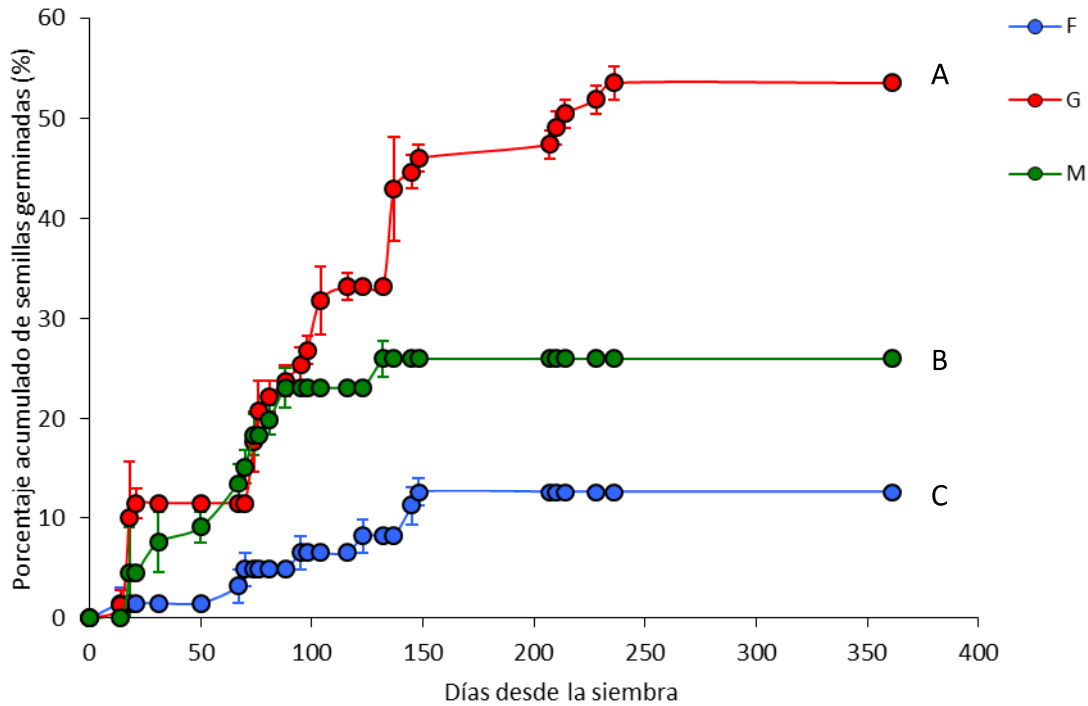


Figura 17. Porcentaje acumulado de semillas germinadas (media \pm E.E) de la Bandera española (*Lantana camara*) durante la duración del experimento (días) en los tres tratamientos de germinación: **F: fruto intacto**, **G: semillas ingeridas**, **M: semillas con extracción manual de la pulpa**. Cada punto representa una fecha con eventos de germinación; no se grafican puntos en los días que no se registró germinación. Las letras distintas al lado de las curvas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Experimento 2011

Al igual que en el experimento anterior, se encontraron resultados similares en la proporción de semillas germinadas de la Bandera española en los tres tratamientos. Se registraron porcentajes de germinación muy variados, desde un 50% para las **semillas ingeridas** hasta menos del 4% para los **frutos intactos**. La proporción de semillas

germinadas varió entre los tres tratamientos (Kruskall wallis, $H=8,84$, $p=0,011$, Figura 18). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la proporción de semillas germinadas entre las **semillas ingeridas** y los **frutos intactos** (Figura 18). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la proporción de semillas germinadas entre ninguna de las restantes comparaciones (**frutos intactos vs. semillas con extracción manual de la pulpa**, y **semillas ingeridas vs. semillas con extracción manual de la pulpa**; Figura 18 para detalles sobre los resultados ver Apéndice V, Tabla 1).

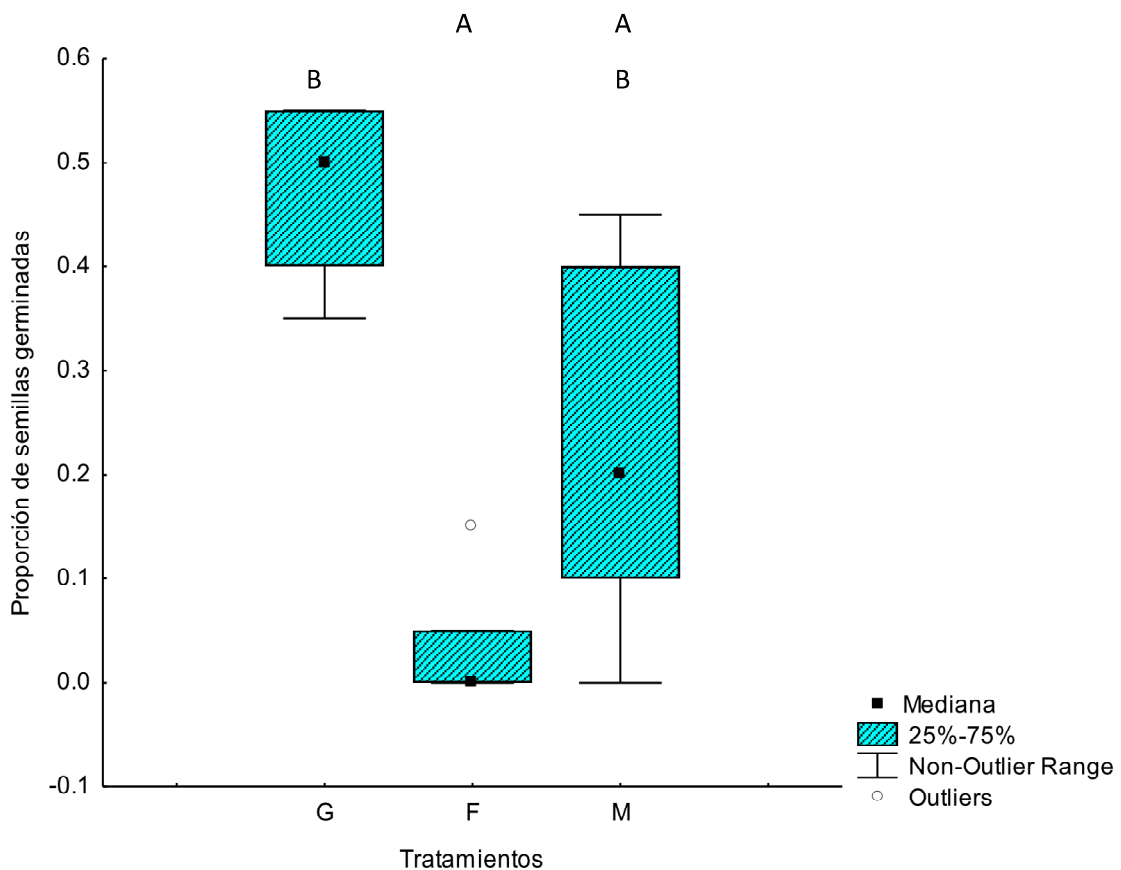


Figura 18. Proporción de semillas germinadas de la Bandera española (*Lantana camara*) en los tres tratamientos: **G: semillas ingeridas**, Mediana= 0,50; **F: frutos intactos**, Mediana=0,00; **M: semillas con extracción manual de la pulpa**, Mediana= 0,20. Las letras distintas sobre las cajas indican diferencias significativas ($p<0,05$).

Velocidad de germinación

Las **semillas ingeridas** y **frutos intactos** de la Bandera española comenzaron a germinar a los 14 días desde la siembra, en cambio, las **semillas con extracción manual de la pulpa** comenzaron a germinar a los 18 días. A diferencia del experimento anterior, las semillas presentaron tasas de germinación elevadas durante los primeros 70 días desde la siembra. Luego de ese periodo, la velocidad de germinación de las semillas de todos los tratamientos decreció (Figura 19).

Se encontraron mayores velocidades de germinación en las **semillas ingeridas** en comparación con los **frutos intactos** y con las **semillas con extracción manual de la pulpa** (test de Log-Rank $\chi^2 = 50,469$, $df = 2$, $p = 0,000$ y test de Log-Rank $\chi^2 = 11,955$, $df = 2$, $p = 0,001$ respectivamente, Figura 19). Finalmente, las **semillas con extracción manual de la pulpa** presentaron velocidades de germinación significativamente mayores a los **frutos intactos** (test de Log-Rank $\chi^2 = 16,950$, $df = 2$, $p = 0,000$, Figura 19).

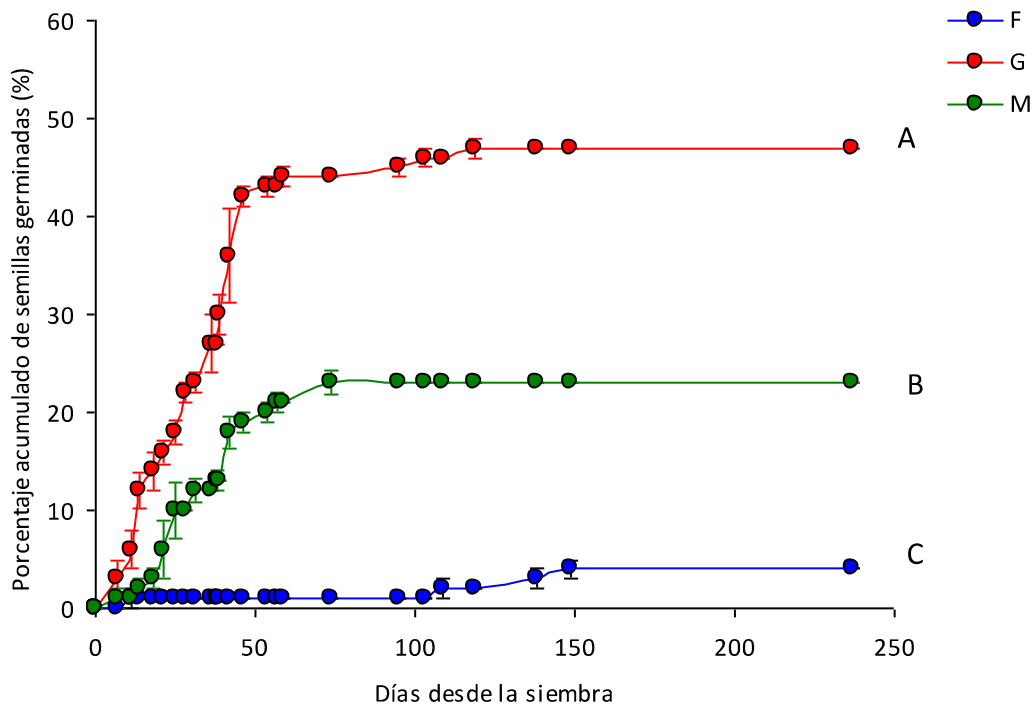


Figura 19. Porcentaje acumulado de semillas germinadas (media \pm E.E) de la Bandera española (*Lantana camara*) durante la duración del experimento (días) en los tres tratamientos de germinación: **F: fruto intacto, G: semillas ingeridas, M: semillas con extracción manual de la pulpa.** Cada punto representa una fecha con eventos de germinación; no se grafican puntos en los días que no se registró germinación. Las letras distintas al lado de las curvas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Condición de las semillas post-experimento de germinación 2011

La mayoría de las semillas no germinadas de Bandera española se recuperaron luego de la finalización del experimento y fueron acondicionadas para ponerse a germinar nuevamente (para detalles sobre los resultados ver Apéndice V, Tabla 2). Sin embargo, durante los dos meses del experimento no germinó ninguna semilla. Una baja proporción de semillas no germinadas no pudo ser recuperada luego de la finalización del experimento (2% para **semillas ingeridas**, 3% **frutos intactos**, 6% **semillas con extracción manual de la pulpa**). Finalmente, se encontraron muertas un 20% de las semillas no germinadas del tratamiento **semillas ingeridas** y 66% de las semillas en los **frutos intactos** (para detalles sobre los resultados ver Apéndice V, Tabla 2).

Discusión

En los experimentos de germinación realizados para caracterizar un atributo de la calidad de dispersión evaluando si existe un efecto del paso por el tracto digestivo de las aves dispersoras sobre las semillas, se encontraron aumentos en la germinabilidad y mayores velocidades de germinación de las **semillas ingeridas** en comparación con los **frutos intactos** para la mayoría de las especies de plantas ornitócoras seleccionadas. Asimismo, en la mayoría de las especies, se observó una tendencia de mayor germinabilidad y mayores velocidades de germinación en las **semillas con extracción manual de la pulpa** en comparación con los **frutos intactos**. También, se encontraron velocidades de germinación significativamente mayores para las **semillas ingeridas** en comparación con las **semillas con extracción manual de la pulpa**, pero no se detectó una tendencia general en los resultados de germinabilidad entre estos dos tratamientos. En otros estudios también se han registrado mayores velocidades de germinación en las semillas ingeridas por aves en comparación con las semillas con extracción manual de la pulpa (Izhaki y Safriel 1990; Traveset y Verdú 2002 y autores allí citados; D'Avila *et al.* 2010). Sin embargo, al igual que en este trabajo, las diferencias entre las semillas ingeridas y las semillas con extracción manual de la pulpa en los tiempos de germinación y en los días transcurridos hasta la primera germinación son sólo de algunos días (Traveset y Verdú 2002 y autores allí citados). Estas diferencias de sólo algunos días entre los tratamientos suelen adjudicarse a mecanismos que ocurren durante el paso por el tracto digestivo de las aves que sólo producirían el quiebre de la dormición de la cubierta seminal (dormición funcional) y no de la dormición fisiológica (interna o embriológica, Traveset y Verdú 2002) y posiblemente esté ocurriendo lo mismo con las especies estudiadas. Una mayor velocidad de germinación de las semillas implica la emergencia temprana de sus plántulas y esto puede tener consecuencias positivas en el éxito reproductivo de las plantas (i.e supervivencia de plántulas, crecimiento de plántulas y fecundidad, Verdú y Traveset 2005). No obstante, la aparición más temprana de las plántulas algunas veces puede ser perjudicial para la regeneración y reclutamiento de las especies de plantas si existen otros factores como herbivoría, ataque por patógenos y limitación de agua que afectan su reclutamiento (Traveset y Verdú 2002 y autores allí citados; Verdú y Traveset 2005).

Las variaciones encontradas entre las especies de plantas seleccionadas podrían deberse a diferencias morfológicas o intrínsecas de sus frutos y semillas, como ser el tamaño, tipo de cubierta seminal, de dormición y de pulpa, que estarían modificando el tipo de respuesta a los procesos mecánicos y/o químicos actuando durante su paso por el tracto digestivo de las aves (Traveset 1998; Traveset y Verdú 2002). Por ejemplo, se ha encontrado que la germinación de las semillas que pasan por el tracto digestivo de las aves aumenta en las semillas de mayor tamaño (Verdú y Traveset 2004). Las semillas más pequeñas son retenidas durante más tiempo en el tracto digestivo y esto puede ocasionar una excesiva escarificación con consecuencias negativas para su germinación (Verdú y Traveset 2004 y autores allí citados). También el espesor de la cubierta seminal sería un factor importante que determina si los patrones de germinación varían luego de la ingestión de las semillas por las aves (Traveset 1998; Traveset y Verdú 2002). Probablemente, las semillas con cubiertas seminales más gruesas son menos escarificadas durante su paso por el tracto digestivo que las con cubiertas más finas (Traveset 1998). Precisamente, Traveset *et al.* (2008) compararon los patrones de germinación de semillas ingeridas por aves de dos especies y encontraron que las semillas con cubierta seminal más gruesa germinaron a una menor velocidad.

El bosque Chaqueño presenta estaciones de sequía y precipitaciones bien marcadas y las siete especies elegidas poseen frutos carnosos que son dispersados durante la temporada con mayores precipitaciones (ver en Introducción General y resultados de Capítulo 3). El aumento en la velocidad de germinación de sus semillas podría aumentar la probabilidad de establecimiento de sus plántulas durante el periodo húmedo. En otras zonas templadas y desérticas con estaciones marcadas similares, se ha observado que la mayoría de las especies de plantas presentan considerables aumentos en la velocidad de germinación de las semillas ingeridas por las aves a diferencia de las especies de las zonas tropicales (Traveset 1998).

A continuación, se agruparon las especies de plantas de acuerdo a los resultados de germinabilidad obtenidos para ser discutidos en conjunto:

Especies sin cambios en la germinabilidad entre los tres tratamientos

El Tala y el Piquillín fueron las únicas especies en donde no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la germinabilidad de las semillas entre los tres tratamientos. Sin embargo, la velocidad de germinación si fue significativamente mayor en

las **semillas ingeridas** de Tala en comparación con los **frutos intactos** y **las semillas con extracción manual de la pulpa**. En cambio, para el Piquillín se encontró una velocidad de germinación significativamente mayor para **las semillas con extracción manual de la pulpa** en comparación con las **semillas ingeridas** y con los **frutos intactos**.

Las semillas de Tala presentaron una alta germinabilidad en todos los tratamientos, incluso se encontraron porcentajes de germinación mayores al 50% en los frutos intactos. Estos altos valores de germinación concuerdan con los hallados por Funes *et al.* (2009) para semillas de Tala sometidas a distintas condiciones de luz y temperatura. No obstante, Renison *et al.* (2010) encontraron resultados diferentes para las semillas de Tala que presentaron mayores porcentajes de germinación en los frutos intactos (aprox 40%) en comparación con las semillas ingeridas por el Ñandú (*Rhea americana*) que germinaron en muy baja proporción. Estos autores sugieren que las semillas de Tala estarían adaptadas a la dispersión por aves pequeñas que presentan menor tiempo de retención de las semillas en su tracto digestivo en comparación con el Ñandú (Renison *et al.* 2010).

Por otro lado, Ponce (2007) encontró una germinabilidad similar entre las semillas ingeridas y con extracción manual de la pulpa, pero a diferencia de lo encontrado en este trabajo, los frutos intactos directamente no germinaron. Asimismo, los porcentajes de germinación de las semillas ingeridas fueron notablemente menores (35%) a los obtenidos en este estudio (75%). Estas variaciones en los resultados podrían deberse a diferentes tiempos y condiciones de los experimentos de germinación y forma de almacenamiento de las semillas antes del experimento –Ponce colocó las semillas en cápsulas de petri y durante menos tiempo- y a la cantidad de réplicas y semillas utilizadas (menores cantidades en el trabajo de Ponce). En numerosos estudios se ha encontrado que las condiciones de los experimentos de germinación afectan la germinación de las semillas porque pueden alterar la capacidad de liberación de los inhibidores de la germinación, los microorganismos disponibles para la descomposición, la cáscara de los frutos y la ruptura de la pulpa (Morpeth y Hall 2007; Robertson *et al.* 2006; Traveset y Verdú 2002). Todas estas alteraciones pueden tener mayores efectos en los frutos intactos en comparación con los otros tratamientos (Robertson *et al.* 2006). En particular, se ha observado que la germinabilidad de las semillas de los frutos intactos es menor en cápsulas de petri en comparación con los experimentos de campo (Robertson *et al.* 2006 y autores allí citados).

Los resultados encontrados para el Tala muestran que sus semillas poseen una buena capacidad de germinación incluso cuando se encuentran dentro de los frutos carnosos, y que, por lo tanto, no necesitaría del consumo por las aves para aumentar su germinabilidad aunque si para aumentar su velocidad de germinación. El mecanismo que podría estar actuando sobre las semillas ingeridas provocando un aumento en su velocidad de germinación podría ser una escarificación de la cubierta seminal (Traveset y Verdú 2002; Samuels y Levey 2005; Traveset *et al.* 2007), ya que se encontraron diferencias significativas entre las **semillas ingeridas** y **semillas con extracción manual de la pulpa** y no entre estas últimas y los **frutos intactos**. Sin embargo, como se mencionó anteriormente, un aumento en la velocidad de germinación de las semillas ingeridas no siempre es ventajoso, y depende de los requerimientos de reclutamiento de las plántulas.

Para el Piquillín tampoco se encontraron diferencias significativas en la germinabilidad entre los tres tratamientos, sin embargo, es interesante destacar las tendencias de los resultados que mostraron una baja germinabilidad de los **frutos intactos** (5%) en comparación con las **semillas con extracción manual de la pulpa** (56%) y las **semillas ingeridas** por las aves (27%). Si existieron diferencias entre la velocidad de germinación de las semillas siendo significativamente mayores para las **semillas con extracción manual de la pulpa** en comparación con los **frutos intactos** y las **semillas ingeridas**. Renison *et al.* (2010) encontraron resultados similares con *Condalia microphylla*, pero con la germinabilidad, que fue mayor en las semillas con extracción manual de la pulpa en comparación con los frutos intactos, y las semillas ingeridas por los Ñandúes germinaron aún en menor porcentaje que estos últimos. Posiblemente exista un mecanismo de desinhibición química por la liberación de la pulpa que estaría explicando el aumento de la velocidad de germinación del tratamiento las **semillas con extracción manual de la pulpa** en comparación con los **frutos intactos**. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la germinabilidad entre estos dos tratamientos para reforzar la existencia de este tipo de mecanismo (Traveset 1998; Traveset y Verdú 2002; Robertson *et al.* 2006; Traveset *et al.* 2007). También podría existir una escarificación química y/o mecánica de las semillas de Piquillín que no pudo ser detectada en los experimentos realizados, probablemente, debido a la baja cantidad de semillas utilizada. En otro estudio realizado con *Condalia microphylla* se encontró que las semillas presentaron mayores porcentajes de

germinación cuando fueron sometidas a un proceso de escarificación con ácido sulfúrico en comparación con las semillas sin escarificar (Peláez *et al.* 1996). Probablemente la germinación de las semillas del Piquillín está limitada por la dura y gruesa cubierta seminal que estaría impidiendo la entrada de agua y de gases hacia el embrión o provocando una resistencia mecánica (Peláez *et al.* 1996). El paso por el tracto digestivo de las aves podría ocasionar algún efecto similar al producido por el ácido sulfúrico sobre la cubierta de las semillas. No obstante, para determinar si existe algún tipo de mecanismo actuando durante el paso de las semillas de Piquillín por el tracto digestivo de las aves sería necesario realizar nuevos experimentos con un número mayor de réplicas por tratamiento y semillas por réplica, porque existió mucha variabilidad de los datos dentro de cada tratamiento. Asimismo, sería importante diferenciar las especies de *Condalia* (*Condalia buxifolia*, *C. microphylla* y *C. montana*) y separarlas para los experimentos futuros porque esta alta variabilidad dentro de cada tratamiento posiblemente se deba a la existencia de una mezcla de especies en los grupos de semillas.

Resumiendo, para estas dos especies de plantas el consumo de sus frutos por las aves sólo aumentaría la velocidad de germinación de las semillas, y habría que evaluar si este cambio es favorable para la supervivencia y establecimiento posterior de sus plántulas en el bosque Chaqueño. Asimismo, un aumento en la velocidad de germinación podría ser favorable ya que reduce el tiempo de exposición de las semillas a granívoros.

Especies con cambios en la germinabilidad entre los tres tratamientos

En las restantes especies -Tumiñico, Moradillo, Molle de beber, Bandera española y Coco- se encontraron diferencias significativas en la germinabilidad entre los tres tratamientos. Sin embargo, los resultados de las comparaciones entre pares de tratamientos para identificar el posible mecanismo que actúa sobre las semillas durante su paso por el tracto digestivo de las aves variaron entre las especies. A continuación se separaron las especies según el tipo de mecanismo identificado que estaría provocando un aumento en la germinabilidad de las semillas ingeridas.

Mecanismo de desinhibición química por liberación de la pulpa

El Tumiñico y el Moradillo presentaron una mayor germinabilidad y mayor velocidad de germinación de las **semillas con extracción manual de la pulpa** en comparación con los **frutos intactos**. Estos resultados sugieren que las **semillas ingeridas**

por las aves aumentan su germinabilidad y velocidad de germinación gracias a un mecanismo de desinhibición química por liberación de la pulpa (Traveset 1998, Traveset y Verdú 2002; Robertson *et al.* 2006; Traveset *et al.* 2007). La pulpa puede generar una alta presión osmótica sobre las semillas impidiendo su germinación, también puede presentar inhibidores de la germinación o pigmentos que impiden la entrada de luz hacia las semillas (Cipollini y Levey 1997; Samuels y Levey 2005, Traveset *et al.* 2007 y autores allí citados).

Para el Tumiñico se encontró un aumento de casi el 30% en la germinabilidad de las **semillas ingeridas** por las aves y las **con extracción manual de la pulpa** en comparación con los **frutos intactos** donde ésta fue muy baja (cerca a cero). Sin embargo, no se encontraron diferencias en la germinabilidad entre las **semillas ingeridas** y las **semillas con extracción manual de la pulpa**, aunque si varió la velocidad de germinación siendo significativamente mayor para este último tratamiento. Estos resultados también apoyan la existencia de un mecanismo de desinhibición química por liberación de la pulpa y no de una escarificación mecánica o química de la cubierta seminal. Otra evidencia a favor de la existencia de inhibidores de la germinación en la pulpa de los frutos del Tumiñico es que las semillas de los frutos intactos que fueron recuperadas al finalizar el experimento, liberadas de la pulpa y sembradas nuevamente presentaron una alta germinabilidad. En otras especies de la misma familia pero de otro género (*Solanum*) se ha demostrado la existencia de metabolitos secundarios en la pulpa como ser pigmentos oscuros que bloquean la entrada de luz a las semillas y glicoalcaloides que estarían actuando como inhibidores de la germinación de las mismas (Cipollini y Levey 1997, Wahaj *et al.* 1998), y es posible que la pulpa de los frutos del Tumiñico posea compuestos químicos similares.

Para el Tumiñico se pudo realizar un análisis por separado de las semillas ingeridas por las especies de Fíos (*Elaenia parvirostris* y *E. albiceps*) y se encontraron tendencias similares. Las semillas aumentaron su germinabilidad luego de ser consumidas por los Fíos en comparación con los **frutos intactos** pero, nuevamente, no se encontraron diferencias entre las **semillas con extracción manual de la pulpa** y las **semillas ingeridas**. Es importante considerar que en otras solanáceas consumidas por aves como *Solanum granuloso-leprosum* parecería existir una escarificación de la cubierta de la semilla durante su paso por el tracto digestivo (Jacomassa y Pizo 2010). Posiblemente el alto grado de frugivoría de los Fíos conlleve a un corto tiempo de retención de las semillas en el tracto

digestivo imposibilitando alguna acción mecánica o química sobre la cubierta seminal o endocarpio y simplemente la liberación de la pulpa sea suficiente para aumentar considerablemente la germinabilidad de las semillas del Tumiñico (Traveset 1998). Para algunas especies del género *Solanum* se ha demostrado que los compuestos secundarios presentes en la pulpa no sólo actuarían como inhibidores de la germinación sino también como laxativos o constipativos modificando los tiempos de retención de las semillas en el tracto digestivo de los frugívoros (Cipollini y Levey 1997; Wahaj *et al.* 1998). Para futuros estudios sería interesante evaluar si la pulpa de los frutos de Tumiñico también presentan alguno de estos compuestos secundarios que modifican los tiempos de retención de las semillas y cómo varían entre las diferentes especies de aves dispersoras.

Para el Moradillo no se detectaron diferencias en la germinabilidad y velocidad de germinación entre las **semillas ingeridas** y los **frutos intactos**, pero si entre estos últimos y las **semillas con extracción manual de la pulpa**. Asimismo, se encontraron diferencias entre las **semillas ingeridas** y las **semillas con extracción manual de la pulpa**. La mayor germinabilidad y velocidad de germinación encontrada en las **semillas con extracción manual de la pulpa** en comparación con los **frutos intactos** sugiere la existencia de un mecanismo de desinhibición química por la liberación de la pulpa al igual que para el Tumiñico (Traveset 1998; Traveset y Verdú 2002; Robertson *et al.* 2006; Traveset *et al.* 2007). Ponce (2007) encontró resultados similares, es decir, una mayor germinabilidad en las semillas con extracción manual de la pulpa (100%), y valores de germinabilidad semejantes entre los frutos intactos y las semillas ingeridas (60%), aunque notablemente mayores que los encontrados en este estudio (15%, 25% respectivamente).

Es importante considerar que la pulpa del fruto del Moradillo tiene una consistencia muy pegajosa y está muy adherida a la semilla, incluso tuvo que utilizarse una pinza para preparar las semillas para el tratamiento con extracción manual de la pulpa. Posiblemente el paso por el tracto digestivo de las aves no libere completamente a las semillas de la pulpa explicando la mayor germinabilidad en las **semillas con extracción manual de la pulpa** en comparación con las **semillas ingeridas**. A su vez, las similitudes encontradas entre la germinabilidad de los **frutos intactos** y las **semillas ingeridas** podrían deberse a que las semillas de ambos tratamientos se mantendrían en condiciones similares (i.e. cubiertas de pulpa). Como se sugirió anteriormente, es posible que exista una falta de liberación

completa de la pulpa cuando los frutos son ingeridos por las aves, y en los frutos intactos del Moradillo también es importante tener en cuenta las características del epicarpo que es sólo una cubierta muy fina, papirácea y no adherida a la pulpa y tal vez no represente una barrera para la germinación de las semillas dentro del fruto.

Los resultados de germinabilidad encontrados para el Moradillo difieren a los hallados para una especie del mismo género, *Schinus terebinthifolius*, que presentó una germinabilidad mayor de las semillas ingeridas en comparación con los frutos intactos y similares porcentajes de germinación entre las semillas ingeridas y las con extracción manual de la pulpa (Panetta y Mckee 1997; D'Avila *et al.* 2010). Estos hallazgos también sugieren la existencia de un mecanismo de desinhibición química mediado por la liberación de la pulpa similar al propuesto en este trabajo para el Moradillo. Es probable que la pulpa de *Schinus terebinthifolius* posea diferentes características a la del Moradillo que permitan su completa liberación durante el paso por el tracto digestivo de las aves y expliquen los aumentos en la germinabilidad de las semillas ingeridas. También, las características del ensamble de aves dispersoras que consumen cada especie de *Schinus* podría estar explicando las diferencias encontradas, aunque las especies que consumen *Schinus terebinthifolius* - *Thraupis bonariensis*, *Turdus amaurochalinus* y *Pitangus sulphuratus*- también son consumidores frecuentes del Moradillo (Díaz Vélez, *observación personal*). Para futuros estudios sería interesante comparar la germinación entre semillas ingeridas de Moradillo por las distintas especies de aves para determinar si existen algunas especies que presenten características de comportamiento, fisiológicas y morfológicas en sus tractos digestivos que permitan la completa liberación de la pulpa aumentando su germinabilidad luego de su consumo.

Mecanismo de escarificación química y/o mecánica de la cubierta seminal

El Coko fue la única especie en donde se encontró un aumento en un 40 % de la germinabilidad de las **semillas ingeridas** y una mayor velocidad de germinación en comparación con las **semillas con extracción manual de la pulpa**. No se encontraron diferencias en la germinabilidad y velocidades de germinación entre las **semillas con extracción manual de la pulpa** y los **frutos intactos** siendo extremadamente baja en los dos tratamientos. Los resultados obtenidos de las dos comparaciones: **semillas ingeridas versus semillas con extracción manual de la pulpa** y estas últimas *versus* los **frutos**

intactos, sugieren que el tipo de mecanismo que actúa sobre los frutos de Coco durante su paso por el tracto digestivo es una escarificación mecánica y/o química de la cubierta seminal. Es probable que las semillas de Coco presenten una dormición fisiológica similar a la encontrada para dos especies del mismo género, *Zanthoxylum mayanum* y *Z. dissitum* (Baskin y Baskin 1998; Ying-zi *et al.* 2009). Esta última especie necesita ser sometida a una escarificación química con ácido sulfúrico para aumentar su germinabilidad (Ying-zi *et al.* 2009). Los jugos gástricos de las aves consumidoras del Coco podrían estar produciendo un tipo de escarificación química sobre la cubierta seminal similar al ocasionado por el ácido sulfúrico facilitando la germinación de las semillas. La escarificación de las semillas de Coco podría ser no sólo química si no también mecánica, no obstante, los análisis realizados en este estudio no permiten discriminar entre tipos de escarificación de la cubierta seminal. A su vez, podría existir un mecanismo complementario de desinhibición química mediado por la liberación de gran parte del mesocarpio oleoso que se encuentra fuertemente adherido a la semilla durante su paso por el tracto digestivo.

En un experimento previo, Ponce (2007) comparó la germinabilidad de las semillas de Coco y encontró porcentajes de germinación notablemente menores a los hallados en este estudio (3% para **semillas ingeridas**, 0% para **frutos intactos** y 7% para **semillas con extracción manual de la pulpa**). Estas variaciones podrían deberse en parte a diferentes condiciones y tiempos de germinación de los experimentos y a las diferentes cantidades de réplicas y semillas utilizadas. Asimismo, posiblemente la metodología utilizada para la obtención de las semillas con extracción manual de la pulpa fue diferente a la usada en este estudio. También sería importante considerar si se utilizaron tiempos similares de almacenamiento de las semillas en ambos estudios, porque se ha encontrado que las semillas de Coco tienen poco tiempo de viabilidad (Ashworth y Calviño *comentario personal*).

La alta germinabilidad sumada al notable aumento en la velocidad de germinación y en los días de la primera germinación de las semillas ingeridas (8 para **semillas ingeridas**, a 69 para **semillas con extracción manual de la pulpa** y 29 para **frutos intactos**) sugieren que el Coco depende en gran medida de la dispersión de sus semillas por las aves para tener una mayor probabilidad de germinación y regeneración en el bosque Chaqueño.

¿Mecanismos no definidos o mecanismos conjuntos?: desinhibición química y/o escarificación de la cubierta seminal

En el Molle de beber y en la Bandera española las **semillas ingeridas** por las aves fueron las que germinaron en mayor proporción (70% y 50% respectivamente) y presentaron mayores velocidades de germinación en comparación con los otros tratamientos. Sin embargo, es difícil establecer cuál sería el mecanismo actuando sobre las mismas durante su paso por el tracto digestivo ya que no se encontraron diferencias en la germinabilidad entre las **semillas ingeridas** y las **semillas con extracción manual de la pulpa** y entre estas últimas con los **frutos intactos** pero si en las velocidades de germinación siendo siempre mayores para las **semillas ingeridas**.

Posiblemente existan mecanismos complementarios que no permitan vislumbrar los efectos por separado en los experimentos realizados. Por un lado, podría existir un mecanismo de desinhibición química mediante la liberación de la pulpa, porque en general, se observó una tendencia de mayor germinabilidad y velocidad de germinación en las **semillas con extracción manual de la pulpa** en comparación con los **frutos intactos**, si bien las diferencias en la germinabilidad no fueron estadísticamente significativas. Además, aunque las diferencias en la germinabilidad no fueron estadísticamente significativas, se observó una tendencia de aumento en la germinabilidad y en la velocidad de germinación de las **semillas ingeridas** del Molle de beber y la Bandera española (70% y 54% respectivamente) en comparación con las **semillas con extracción manual de la pulpa** (20% y 5% respectivamente) sugiriendo también la existencia de un mecanismo de escarificación mecánica y/o química sobre la cubierta seminal.

Las semillas del Molle de beber podrían presentar una dormición física o fisiológica cuando están dentro del fruto al igual que otras especies de la Familia Anacardiaceae (Baskin y Baskin 1998; Sautu *et al.* 2007) que podría estar explicando la mayor germinabilidad y velocidades de germinación de las **semillas ingeridas** en comparación con los otros tratamientos. Asimismo, se ha demostrado que las semillas de Bandera española poseen una dormición fisiológica, lo cual podría estar explicando la mayor germinación en las semillas ingeridas por las aves (Wijayabandara *et al.* 2013).

Para la Bandera española, Ponce (2007) encontró resultados diferentes a los hallados en este estudio, observó una mayor germinabilidad en las **semillas con extracción manual**

de la pulpa (25%), y muy baja para las **semillas ingeridas** (7%). Nuevamente, las variaciones entre los experimentos pueden deberse a condiciones y tiempos de germinación diferentes y a menores cantidades de semillas utilizadas. Es importante destacar que en este estudio se pudo repetir el experimento con Bandera española y se obtuvieron los mismos resultados de germinabilidad en los distintos tratamientos, lo cual refuerza los hallazgos obtenidos para esta especie.

En resumen, los resultados obtenidos para las dos especies no permiten vislumbrar si se trata de la existencia conjunta de los dos mecanismos o es un mecanismo no definido el que ocurre durante el paso de sus semillas por el tracto digestivo de las aves que contribuye al aumento de su germinabilidad y velocidad de germinación. A su vez, todavía no existen estudios detallados sobre los patrones de germinación de las dos especies y menos aún sobre las consecuencias de la dispersión por aves que permitan discriminar los mecanismos que actúan para aumentar la germinación de sus semillas.

Consideraciones generales

Es importante considerar que los experimentos realizados en este Capítulo abarcaron un gran número de semillas y réplicas por tratamiento lo que permite la obtención de resultados robustos (salvo para el Piquillín). Para la mayoría de las especies se encontró una alta variabilidad dentro de cada tratamiento. Esta alta variabilidad puede deberse a los distintos orígenes de las semillas obtenidas de las plantas y de las semillas ingeridas por las aves. En especial, las semillas ingeridas obtenidas de los colectores de semillas pueden pertenecer a diferentes especies de aves, y tampoco se pudo diferenciar si éstas fueron regurgitadas o defecadas, ambos factores son de importancia ya que pueden significar tratamientos diferenciales de las semillas y deberían considerarse para los estudios posteriores. Asimismo, la capacidad de germinación de las semillas también puede variar dependiendo de la planta que las produjo (i.e. efecto materno; Ashworth y Martí 2011).

Cabe destacar que los experimentos de germinación realizados intentaron simular lo mejor posible las condiciones naturales en las cámaras de germinación (i.e semillas puestas a germinar en tierra, fotoperiodo y temperatura). Para futuros estudios sería importante evaluar la germinación de las semillas en los sitios de bosque Chaqueño donde fueron colectadas (Rodríguez-Pérez *et al.* 2005). Asimismo, para complementar los resultados obtenidos sería interesante realizar análisis de viabilidad de las semillas ingeridas ya que es

un atributo que los frugívoros también pueden modificar además de la germinabilidad y velocidad de germinación de las semillas ingeridas (Schupp 1993; Schupp *et al.* 2010).

En las siete especies de plantas ornitócoras del bosque Chaqueño aquí estudiadas se pudo evaluar cuáles son las consecuencias del consumo por las aves dispersoras sobre la germinación de las semillas, un atributo de la calidad del proceso de dispersión. Para la mayoría de las especies seleccionadas el consumo de frutos por aves aumentó la germinabilidad de sus semillas. Salvo para las semillas ingeridas por aves de Tala y Piquillín que no aumentaron su germinabilidad y velocidad de germinación en comparación con los frutos intactos. En estas especies, las aves no modificarían en gran medida los patrones de germinación de sus semillas, aunque seguirían contribuyendo a movilizar las semillas hacia nuevos micrositios lejos de la planta madre y modificando la sombra de semillas de las especies consumidas (ver resultados de Capítulos anteriores).

A su vez, se detectaron algunos mecanismos que actúan sobre las semillas durante su paso por el tracto digestivo de las aves según la especie de planta estudiada. En algunos casos, simplemente la liberación de la pulpa fue suficiente para aumentar considerablemente la germinabilidad y velocidad de germinación de las semillas. Sólo en las semillas de Coco se pudo detectar el mecanismo de escarificación de la cubierta seminal ya que se observaron aumentos notables tanto en la germinabilidad como en la velocidad de germinación de las semillas ingeridas por las aves en comparación con los otros dos tratamientos.

El aumento en la germinabilidad y la velocidad de germinación de las semillas ingeridas por las aves dispersoras en la mayoría de las especies de plantas seleccionadas podría tener consecuencias favorables en el posterior establecimiento de las plántulas y reclutamiento de nuevos individuos en los fragmentos y en los árboles aislados en la matriz de cultivo que pueden ser utilizados como núcleos de restauración ya que concentran una gran cantidad de semillas dispersadas por aves. Para futuros trabajos sería interesante realizar los mismos experimentos en los fragmentos y, especialmente, en los árboles aislados para evaluar si se mantienen los patrones de germinación encontrados y estudiar las etapas de regeneración y establecimiento de plántulas esenciales para determinar si estos árboles aislados pueden ser utilizados como núcleos de restauración del bosque Chaqueño.

Es importante considerar que seis de las especies seleccionadas son nativas del bosque Chaqueño y la Bandera española es una especie exótica en el sitio de estudio. El

motivo de la inclusión de esta especie fue para tener una aproximación sobre las posibles consecuencias que tienen las aves sobre su expansión, porque es frecuentemente consumida por las mismas (ver resultados de Capítulo 3) y se encuentra en altas densidades en los fragmentos de bosque estudiados. La mayor germinabilidad y velocidad de las semillas ingeridas encontrada sugiere que las aves podrían influenciar en su regeneración facilitando su expansión en los fragmentos de bosque Chaqueño estudiados.

Bibliografía

Ashworth L, Martí ML (2011) Forest Fragmentation and Seed Germination of Native Species from the Chaco Serrano Forest. *Biotropica* 43:496–503

Barnea A, Yom-Tov Y, Friedman J (1991) Does ingestion by birds affect seed germination? *Functional Ecology* 5:394–402

Baskin CC, Baskin JM (1998) Types of seed dormancy. En: *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic P. San Diego, pp 27–47

Cipollini ML, Levey DJ (1997) Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: adaptive hypotheses and implications for seed dispersal. *The American naturalist* 150:346–372

D'Avila G, Gomes-Jr A, Canary AC, Bugoni L (2010) The role of avian frugivores on germination and potential seed dispersal of the Brazilian Pepper *Schinus terebinthifolius*. *Biota Neotropica* 10:45–51

Funes GF, Díaz S, Venier P (2009) La temperatura como principal determinante de la germinación en especies del Chaco seco de Argentina. *Ecología austral* 19:129–138

Izhaki I, Safriel UN (1990) The effect of some Mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. *Journal of Ecology* 78:56–65

- Jacomassa FAF, Pizo MA (2010) Birds and bats diverge in the qualitative and quantitative components of seed dispersal of a pioneer tree. *Acta Oecologica* 36:493–496
- Morpeth DR, Hall AM (2007) Microbial enhancement of seed germination in *Rosa corymbifera* “Laxa.” *Seed Science Research* 10:489–494
- Panetta FD, Mckee J (1997) Recruitment of the invasive ornamental, *Schinus terebinthifolius*, is dependent upon frugivores. *Austral Ecology* 22:432–438
- Robertson AW, Trass A, Ladley JJ, Kelly D (2006) Assessing the benefits of frugivory for seed germination: the importance of the deinhibition effect. *Functional Ecology* 20:58–66
- Rodríguez-Pérez J, Riera N, Traveset A (2005) Effect of seed passage through birds and lizards on emergence rate of mediterranean species : differences. *Functional Ecology* 19:699–706
- Samuels IA, Levey DJ (2005) Effects of gut passage on seed germination: do experiments answer the questions they ask? *Functional Ecology* 19:365–368
- Sautu A, Baskin JM, Baskin CC, Deago J, Condit R (2007) Classification and ecological relationships of seed dormancy in a seasonal moist tropical forest, Panama, Central America. *Seed Science Research* 17:127
- Schupp EW (1993) Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108:15–29
- Schupp EW, Jordano P, Gómez JM (2010) Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *The New phytologist* 188:333–53
- Tassin J, Rivière J-N, Clergeau P (2007) Reproductive versus vegetative recruitment of the invasive tree *schinus terebinthifolius*: implications for restoration on reunion island. *Restoration Ecology* 15:412–419

- Torres RC (2011) Efectos de la degradación del bosque serrano cordobés sobre la capacidad de regeneración natural y asistida de tres especies arbóreas de estadios maduros. Universidad Nacional de Cordoba
- Traveset A (1998) Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1:151–190
- Traveset A, Verdú M (2002) A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. In: D.J., Levey, W.R., Silva MG (ed) *Seed dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*, CAB Intern. Wallingford, UK, pp 339–350
- Traveset A, Riera N, Mas RE (2001) Passage through bird guts causes interspecific differences in seed germination characteristics. *Functional Ecology* 15:669–675. doi:10.1046/j.0269-8463.2001.00561.x
- Traveset A, Robertson AW, Rodríguez-Pérez J (2007) A review on the role of Endozoochory in Seed Germination. In: A.J., Dennis, E.W., Schupp, R.J, Green and D.A W (ed) *Seed dispersal : Theory and its application in a changing world*, CAB intern. Oxfordshire, UK, pp 78–103
- Traveset A, Rodríguez-Pérez J, Pías B (2008) Seed trait changes in dispersers' guts and consequences for germination and seedling growth. *Ecology* 89:95–106
- Varela O, Bucher EH (2006) Passage time, viability, and germination of seeds ingested by foxes. *Journal of Arid Environments* 67:566–578. doi:10.1016/j.jaridenv.2006.03.013
- Verdú, M., & Traveset, A. (2004). Bridging meta-analysis and the comparative method: a test of seed size effect on germination after frugivores' gut passage. *Oecologia*, 138(3), 414–8.

- Verdú M, Traveset A (2005) Early emergences enhances plant fitness: a phylogenetically controlled meta-analysis. *Ecology* 86:1385–1394
- Wahaj SA, Levey DJ, Sanders AK, Cipollini ML (1998) Control of gut retention time by secondary metabolites in ripe solanum fruits. *Ecology* 79:2309–2319
- Wijayabandara SMKH, Jayasuriya KMGG, Jayasinghe JLDHC (2013) Seed dormancy , storage behavior and germination of an exotic invasive species, *Lantana camara* L. (Verbenaceae). *International research journal of biological sciences* 2:7–14

Discusión General

La dispersión de semillas es un proceso ecológico esencial para la dinámica de las comunidades de plantas que debe interactuar con los mayores factores antrópicos que amenazan la biodiversidad y el mantenimiento de los servicios ecosistémicos en la actualidad: la fragmentación de hábitat, las invasiones biológicas, la caza furtiva y el cambio climático global (McConkey *et al.* 2012).

En particular, la dispersión de semillas por aves es un proceso crucial en numerosos bosques fragmentados tropicales, templados y áridos del mundo (Valdivia y Simonetti 2006; Sekercioglu 2006; Pejchar *et al.* 2008; Lehouck *et al.* 2009; Herrera y García 2010; Jordano *et al.* 2011; Markl *et al.* 2012). Algunas interacciones planta-frugívoro pueden ser particularmente sensibles a la fragmentación de bosques con consecuencias inmediatas en el proceso de dispersión de semillas y efectos posteriores sobre el reclutamiento de plantas en los paisajes antrópicos (Cordeiro y Howe 2003; Kirika *et al.* 2008; Lehouck *et al.* 2009; Herrera y García 2010; Uriarte *et al.* 2011; Markl *et al.* 2012).

La mayoría de la evidencia existente sobre las interacciones planta-ave frugívora y en la dispersión de semillas en ambientes fragmentados proviene de sistemas de bosques tropicales y templados (Weir y Corlett 2006; Lenz *et al.* 2011, Pizo y Santos 2011, Uriarte *et al.* 2011; Magrath *et al.* 2012); sin embargo, existe muy poca información de ambientes subtropicales como el bosque Chaqueño (Caziani 1996; Ortiz-Pulido *et al.* 2000; Varela 2004; Ferreras *et al.* 2008; Sánchez Hümöller 2009; Ponce *et al.* 2012). El bosque Chaqueño es un ecosistema muy amenazado que está sufriendo un gran aumento en la deforestación debido a la expansión regional de la agricultura (Gavier y Bucher 2004, Zak *et al.* 2004, Zak 2008) y en la actualidad representa un importante núcleo de pérdida de bosques en América Latina (Aide *et al.* 2012).

En la provincia de Córdoba, la destrucción de los bosques nativos para la agricultura y el desarrollo de otras actividades humanas ha alcanzado tasas realmente elevadas y

actualmente es muy frecuente encontrar paisajes altamente modificados con fragmentos de bosque con diferentes grados de disturbio rodeados de cultivos de soja y maíz principalmente (Gavier y Bucher 2004; Zak *et al.* 2004; Zak 2008).

En los fragmentos de bosque Chaqueño de Córdoba que quedan inmersos en la matriz de cultivo es frecuente encontrar numerosas especies de plantas nativas que poseen frutos endozoocóricos que son dispersadas principalmente por aves y en menor medida por algunos mamíferos (Noir *et al.* 2002; Cagnolo *et al.* 2006; Ponce *et al.* 2012). En esta Tesis, se evaluó específicamente el ensamble de aves que consumen y dispersan las semillas de las plantas nativas en fragmentos de bosque Chaqueño de diferente área y conectividad estructural y se analizaron los patrones de movimiento de estas aves y sus implicancias en la conectividad funcional del paisaje fragmentado. A su vez, se evaluó directamente si existen variaciones en la lluvia de semillas dispersadas por aves en diferentes elementos del paisaje fragmentado (fragmentos y árboles aislados). Finalmente, para determinar si las aves además de movilizar semillas pueden favorecer la regeneración de las especies de plantas que dispersan se evaluó la germinación de las semillas dispersadas de un subconjunto de especies arbóreas y arbustivas. Las diversas aproximaciones adoptadas durante el transcurso de la Tesis constituyen un enfoque novedoso para el entendimiento del proceso dispersión de semillas por aves y sus posibles consecuencias sobre dinámica de la regeneración de las plantas ornitócoras en ambientes fragmentados Chaqueños.

Ensamble de aves frugívoras y dispersoras en los fragmentos

Durante el desarrollo de esta Tesis se observó que la abundancia y movilidad (tasa de desplazamiento) de conjunto de aves frugívoras y dispersoras no varió entre los fragmentos de bosque Chaqueño de diferente área y conectividad estructural seleccionados. En particular, en el Capítulo 1 se encontró que la abundancia del ensamble de aves frugívoras y el subconjunto de dispersoras de semillas no sería influenciada por el área ni por la oferta de frutos y tampoco por la conectividad estructural de los fragmentos (salvo para las aves frugívoras donde se observó una tendencia de aumento en fragmentos más conectados estructuralmente). No obstante, si se observaron cambios entre los fragmentos en la identidad de las especies de aves frugívoras y dispersoras de semillas. En los

fragmentos pequeños habría un predominio de especies frugívoras que consumen frutos pero ocasionalmente dispersan semillas y las especies de aves dispersoras aumentarían en fragmentos de mayor área. Estas variaciones en la proporción de especies frugívoras y dispersoras podrían tener repercusiones importantes en la calidad, cantidad y composición de semillas dispersadas en los fragmentos (Luck y Daily 2003; Moran 2007; Lehouck *et al.* 2009; Uriarte *et al.* 2011).

La falta de una asociación entre la abundancia de aves frugívoras y dispersoras con el área y conectividad estructural de los fragmentos sugiere la existencia movimiento de individuos entre los fragmentos (Lloyd *et al.* 2005; Lees y Peres 2009; Yabe *et al.* 2010). En consecuencia, en el Capítulo 2 se evaluó si las aves frugívoras y dispersoras consiguen desplazarse entre los fragmentos y cómo son los patrones de movimiento en el paisaje fragmentado. Se observó que las aves frugívoras y subconjunto de dispersoras se movilizan entre los fragmentos cruzando la matriz de cultivos y la tasa de desplazamiento de las mismas tampoco varió entre los fragmentos con diferente área y conectividad estructural.

Los resultados obtenidos sugieren que el conjunto de fragmentos de bosque está manteniendo una meta-comunidad de aves frugívoras y dispersoras donde los recursos para alimentarse, nidificar y otras actividades vitales están distribuidos entre varios fragmentos (Willson 1992; Leibold *et al.* 2004; Martensen *et al.* 2008).

La mayoría de las aves frugívoras y el subconjunto de especies dispersoras de semillas registradas en los fragmentos coinciden con las encontradas en otros fragmentos de bosque Chaqueño de Córdoba (Dardanelli y Nores 2001). En general, estas especies presentan una serie de características en común que podrían facilitar el mantenimiento de sus poblaciones en ambientes fragmentados, como su capacidad de utilizar diferentes tipos de hábitat, tamaños corporales medios a chicos y una dieta omnívora. Sin embargo, algunas especies que son importantes dispersores de semillas en sitios conservados de bosque Chaqueño como el Chiví común (*Vireo olivaceus*), el Benteveo rayado (*Myiodynastes maculatus*) y el Zorzal chiguanco (*Turdus chiguanco*) (Caziani 1996; Casenave *et al.* 1998), sólo se capturaron en el fragmento de mayor área y presentaron bajas tasas de desplazamiento. Cabe destacar que el Chiví común y el Benteveo rayado son aves migratorias que sólo llegan durante el verano para reproducirse. Asimismo, la Charata (*Ortalis canicollis*) que es la única especie chaqueña dispersora de mayor tamaño (Caziani

y Protomastro 1994; Caziani 1996; Varela 2004; Dardanelli *et al.* 2006) fue registrada sólo ocasionalmente en los fragmentos aunque no se pudo cuantificar su abundancia debido a la metodología de muestreo utilizada. Estas especies podrían ser las más vulnerables a la fragmentación, sin embargo, se desconoce si las bajas abundancias registradas se deben a la fragmentación o si son valores normales en ambientes conservados de bosque Chaqueño en Córdoba.

Dentro del ensamble de aves dispersoras chaqueñas se destacaron seis especies por su mayor abundancia (tasa de captura) en los fragmentos y/o altas tasas de desplazamiento: los Fíos (*Elaenia parvirostris* y *E. albiceps*), el Zorzal chalcharero (*Turdus amaurochalinus*), el Pepitero de collar (*Saltator aurantiirostris*), el Carpintero real (*Colaptes melanochloros*), el Benteveo común (*Pitangus sulphuratus*) y el Naranjero (*Thraupis bonariensis*). En el Capítulo 2, estas especies fueron seleccionadas para evaluar en detalle sus patrones de desplazamiento en los fragmentos de diferente área y conectividad estructural (fragmentos focales), comparar la tasa y distancia de desplazamiento entre especies y la conectividad funcional del paisaje fragmentado mediada por sus desplazamientos. El conjunto de las seis aves dispersoras no presentó un patrón común en la dirección de los desplazamientos de salida desde los fragmentos focales y de llegada desde los fragmentos vecinos. Sin embargo, en fragmentos focales pequeños y medios los desplazamientos de salida de las aves si se concentraron hacia fragmentos vecinos de mayor área, mientras que en dos fragmentos grandes los movimientos de salida de las aves estuvieron concentrados hacia un fragmento vecino pequeño. Cuando se compararon las seis especies, el Naranjero y el Benteveo presentaron las mayores tasas de desplazamiento pero no variaron las distancias de desplazamiento entre fragmentos según la especie de ave. A su vez, se observó que las seis especies pueden conectar funcionalmente el fragmento focal con los fragmentos vecinos, pero, nuevamente, el Benteveo y el Naranjero pueden promover mayor conectividad funcional mediada por sus mayores tasas de desplazamiento y sus orientaciones de vuelo hacia diversos fragmentos vecinos.

¿Cuáles son las características de las especies de aves dispersoras chaqueñas más representativas?

Las dos especies de Fíos (*Elaenia parvirostris* y *E. albiceps*) y el Zorzal chalcharero (*Turdus amaurochalinus*) son consideradas importantes dispersoras de semillas en diversos ambientes, debido a su abundancia, forma de manipulación de los frutos y alta proporción de frutos en la dieta (Caziani 1996; Codesido & Bilenca 2004; Pizo 2007; Rabello *et al.* 2010; Magrach *et al.* 2012; ver también resultados en Apéndice I). En el paisaje fragmentado estudiado, los Fíos fueron registrados en los fragmentos de mayor área aunque no fueron capturados en algunos fragmentos pequeños y medianos. En particular, *E. parvirostris* presentó una mayor dominancia en los fragmentos de mayor área. Por otro lado, El Zorzal chalcharero estuvo presente la mayoría de los fragmentos pero con bajas tasas de captura. Si bien el movimiento de los fíos y zorzales fue registrado en todos los fragmentos focales, éstos presentaron una baja tasa de desplazamiento y conectividad funcional de los fragmentos (i.e. área funcional baja en comparación con las otras especies). Estos resultados sugieren que el comportamiento de movilidad y/o la abundancia de ambas especies podrían estar siendo afectados por la fragmentación, ya que en ambientes conservados de bosque Chaqueño suelen ser las especies dispersoras más frecuentes (Caziani 1996; Codesido y Bilenca 2004).

El Pepitero de collar fue capturado en la mayoría de los fragmentos y también presentó una mayor dominancia en fragmentos de mayor área. Asimismo, su movimiento fue registrado en todos los fragmentos aunque presentó bajas tasas de desplazamiento en comparación con las otras cinco especies. Esta especie es también una importante consumidora de frutos en el bosque Chaqueño (Beltzer *et al.* 1999; Sánchez Hümöller 2006; De la Peña 2011), aunque aún se discute su capacidad de dispersión ya que podría romper algunas semillas durante su paso por el tracto digestivo (Caziani 1996).

El Carpintero real es una especie dispersora de semillas frecuente en otros ambientes Chaqueños y en ambientes fragmentados de bosques tropicales (Pizo 2007; De la Peña 2011), pero fue capturado sólo en algunos fragmentos y se registraron tasas de desplazamiento medias a altas en la mayoría de los fragmentos focales. Sin embargo, el Carpintero presentó bajas tasas de desplazamiento en comparación con las otras especies.

Finalmente, el Benteveo común y el Naranjero que son importantes dispersores de semillas en el bosque Chaqueño de Córdoba ya que consumen la mayoría de las especies de plantas ornitócoras que crecen en los fragmentos (Ponce *et al.* 2012, ver también resultados en Apéndice 1), fueron capturados sólo en algunos fragmentos de mayor área y presentaron bajas tasas de captura (ver resultados del Capítulo 1 para más detalles). No obstante, ambas especies presentaron las mayores tasas de desplazamiento entre fragmentos y una mayor conectividad funcional (i.e. área funcional). Probablemente las diferencias entre ambos resultados se deban a una baja eficiencia de las redes de niebla para capturar a las dos especies dentro de los fragmentos (e.g. el Benteveo es una especie que frecuenta los estratos altos del bosque) o al tipo de comportamiento de rastreo de recursos, es decir, estas especies podrían moverse más entre fragmentos en busca de alimentos y permanecer menos tiempo dentro de cada fragmento. Es importante destacar que en otros ambientes fragmentados también se ha encontrado que el Benteveo y especies del mismo género del Naranjero (*Thraupis*) son activos frugívoros que pueden desplazarse en la matriz de cultivos conectando diferentes elementos del paisaje (i.e. fragmentos, árboles aislados, cercas vivas) con su movimiento (Pizo 2004, 2007, De Araújo Gabriel 2005, Pizo y Santos 2011).

Lluvia de semillas dispersadas por aves

Los resultados sobre el ensamble de aves muestran que la mayoría de las especies frugívoras y dispersoras se desplazaron en la matriz de cultivo y conectaron funcionalmente los fragmentos mediante su movimiento y que no se encontraron diferencias en la abundancia de las aves en los fragmentos. Si se observaron cambios en la identidad de las especies de aves frugívoras y dispersoras de semillas capturadas entre los fragmentos que pueden tener repercusiones en la calidad de la dispersión y en la composición de las semillas dispersadas dentro de cada fragmento (ver resultados de Capítulo 1). En consecuencia, en el Capítulo 3 se evaluó directamente la lluvia de semillas en el paisaje fragmentado con el fin de vislumbrar si existe una conectividad ecológica del proceso de dispersión de semillas por aves. Se analizó la lluvia de semillas dispersadas en distintos elementos del paisaje: fragmentos y árboles aislados en la matriz de cultivo.

La densidad de la lluvia de semillas dispersadas por aves no varió entre los fragmentos de bosque de diferente área y conectividad, lo cual está relacionado con los resultados obtenidos en los capítulos anteriores sobre la abundancia similar de aves frugívoras y dispersoras entre fragmentos y su capacidad de movimiento en el paisaje fragmentado. En la lluvia de semillas dispersadas se encontraron semillas de la mayoría de las especies que crecen en los fragmentos con síndrome de dispersión por aves. La mayor densidad de las semillas dispersadas perteneció a especies nativas arbóreas y arbustivas como el Tala (*Celtis ehrenbergiana*) y Tumiñico (*Lycium cestroides*). A su vez, se registraron semillas del Coco (*Zanthoxylum coco*) y de Moradillo (*Schinus fasciculatus*) en densidades intermedias a altas en todos los fragmentos. Se propone que el proceso de dispersión se mantiene en el paisaje más allá de las características estructurales de los fragmentos debido a la similitud en la densidad y composición de la lluvia de semillas dispersadas por aves encontrada entre los mismos.

En los árboles aislados se encontró una alta densidad de semillas dispersadas por aves y la composición de semillas fue muy similar a la hallada en los fragmentos. La llegada de semillas dispersadas a los árboles aislados es un resultado clave para determinar la existencia de un movimiento de semillas y de una conectividad ecológica del proceso de dispersión en el paisaje fragmentado y está apoyando los resultados obtenidos sobre los patrones de movimiento de las aves frugívoras entre fragmentos y la conectividad funcional que éstas promueven (ver resultados del Capítulo 2). Es decir que los resultados conjuntos de la lluvia de semillas dispersadas (Capítulo 3) y los patrones de movimiento de las aves (Capítulos 2) evidencian la importancia de las aves como “conectores móviles” (“mobile links” en inglés) para distribuir semillas en el paisaje fragmentado Chaqueño.

Las aves frugívoras y dispersoras además de mover semillas entre fragmentos, también pueden influenciar sobre algunos atributos de la calidad de dispersión como la germinación de las semillas luego de su paso por el tracto digestivo. En consecuencia, en el Capítulo 4 se avaluó la germinación de semillas dispersadas por aves de las especies de plantas arbóreas y arbustivas que estuvieron más representadas en la lluvia de semillas y/o en la dieta de las aves capturadas en las redes de niebla: Tala, Tumiñico, Moradillo, Coco, Molle de beber (*Lithraea molleoides*), Piquillín (*Condalia* spp.) y Bandera española (*Lantana camara*). En los experimentos de germinación realizados se encontraron

aumentos en la germinabilidad y mayores velocidades de germinación de las semillas ingeridas por aves en comparación con los frutos intactos para la mayoría de las especies de plantas ornitócoras seleccionadas (salvo para el Tala y el Piquillín). A su vez, se identificaron diversos mecanismos involucrados en la germinación de las semillas luego de su paso por el tracto digestivo de las aves en cada especie de planta seleccionada: mecanismo de desinhibición química, mecanismo de escarificación o ambos combinados. En algunos casos, simplemente la liberación de la pulpa fue suficiente para aumentar considerablemente la germinabilidad y velocidad de germinación de las semillas (mecanismo de desinhibición química) y sólo en el Coco se pudo detectar un mecanismo de escarificación de la cubierta seminal ya que se observaron aumentos notables tanto en la germinabilidad como en la velocidad de germinación de las semillas ingeridas por las aves. Un aumento en el porcentaje de semillas germinadas y velocidad de germinación de las semillas ingeridas por las aves en la mayoría de las especies de plantas seleccionadas tendría consecuencias favorables para la regeneración de las plantas en los ambientes fragmentados, y en especial, debajo de los árboles aislados que pueden utilizarse como núcleos de restauración de bosque Chaqueño.

¿Qué reflexiones surgen a partir de este estudio sobre las métricas de fragmentación y escala espacial seleccionadas para caracterizar el paisaje fragmentado?

El área y conectividad estructural o aislamiento de los fragmentos son las métricas más comúnmente utilizadas en los estudios que evalúan las consecuencias de la fragmentación sobre biodiversidad y diferentes procesos ecológicos (Martensen *et al.* 2008; Prugh *et al.* 2008; Collinge 2009) y por esa razón fueron seleccionadas para el desarrollo de esta Tesis como una primera aproximación para caracterizar el paisaje fragmentado. Sin embargo, los resultados encontrados sugieren que la escala espacial de percepción del paisaje de las aves es mayor y está determinada en gran medida por su tipo de movilidad que permite su desplazamiento a través del paisaje.

La evaluación de la conectividad funcional de los fragmentos mediada por el movimiento de las aves durante el desarrollo de este estudio representó un enfoque novedoso ya que consideró explícitamente el punto de vista de los organismos de estudio, a

diferencia de las métricas fragmentación más comúnmente utilizadas (i.e. conectividad estructural, área de los fragmentos, entre otras) que están basadas en la percepción del paisaje por el hombre (Fischer y Lindenmayer 2007). Es importante destacar que esta diferencia entre percepciones del paisaje se vio reflejada al comparar los dos tipos de conectividades. La conectividad estructural (índice Proximity) de los fragmentos seleccionados no influyó en la capacidad de movimiento de las aves y en la conectividad funcional de los mismos (Ver resultados en Capítulo 2). Posiblemente las distancias entre los fragmentos sean cortas y no representen filtros para el movimiento de las aves. Por ello, sería interesante evaluar si la conectividad funcional varía en paisajes con diferente disposición de los fragmentos (configuraciones espaciales). Asimismo, algunos elementos del paisaje como los árboles aislados y cercas vivas que están inmersos en la matriz de cultivo fueron utilizados por las aves en movimiento como posaderos sugiriendo que es importante tenerlos en cuenta si se desea considerar el punto de vista o percepción del paisaje de las aves. Finalmente, la abundancia y movilidad de las aves podría estar asociada a algunas variables de la vegetación de los fragmentos medidas a una mayor escala espacial que sean más acordes a su escala de percepción, como la cobertura o estructura de la vegetación de los fragmentos (Pejchar *et al.* 2008; García *et al.* 2010).

Para futuros estudios sería interesante incorporar nuevas métricas de fragmentación que consideren la percepción de los organismos en estudio, como la conectividad funcional, porque pueden aportar más información para el entendimiento de los patrones y procesos ecológicos en los paisajes fragmentados (Fischer y Lindenmayer 2007). También sería importante considerar múltiples escalas espaciales y paisajes fragmentados con diferentes configuraciones para evaluar si los patrones de abundancia y movimiento de las aves frugívoras varían y cuáles son sus repercusiones sobre el proceso de dispersión de semillas (García y Ortiz-Pulido 2004; García y Chacoff 2007; Thornton *et al.* 2011)

¿Qué aportes a la ecología reproductiva de las plantas nativas en ambientes fragmentados chaqueños surgen del estudio de las interacciones planta-frugívoro?

En estudios previos en el mismo sistema se encontró que la fragmentación (i.e. fragmentos de diferente área) tuvo un efecto negativo sobre la polinización y el éxito

reproductivo de un conjunto de especies de plantas nativas y en especial en aquellas con sistemas de reproducción autoincompatibles (Aguilar *et al.* 2006; Aguilar *et al.* 2009). En cambio, en esta Tesis se encontró que la dispersión de semillas por aves que es otra interacción mutualística que también está directamente vinculada con el éxito reproductivo de las plantas, no varió entre los fragmentos de diferente área seleccionados. No obstante, es relevante considerar que el enfoque de ambos estudios fue diferente, ya que en esta Tesis se evaluó el proceso de dispersión a un nivel general en la comunidad de plantas nativas y la polinización y éxito reproductivo fue evaluada en cada especie de planta y sólo se incluyeron dos especies ornitócoras (*Lycium cestroides* y *Porlieria microphylla*, Aguilar *et al.* 2006; Aguilar *et al.* 2009). Precisamente, el Tumiñico (*Lycium cestroides*) que fue una de las especies más encontrada en la lluvia de semillas dispersadas por aves, es una especie autoincompatible que disminuyó su producción de frutos en fragmentos de menor área (Aguilar 2005). Es muy probable que para la regeneración y establecimiento de nuevos individuos de Tumiñico en fragmentos pequeños sea fundamental la llegada de semillas dispersadas por aves desde otros fragmentos. Asimismo, estas semillas dispersadas por aves que presentan aumentos en su germinabilidad y velocidad de germinación luego de que son ingeridas (ver resultados de Capítulo 4) posiblemente tengan más probabilidades de establecimiento en los fragmentos. Para futuros estudios sería muy interesante evaluar la importancia de la dispersión por aves de otras plantas ornitócoras autoincompatibles que presenten una menor producción de frutos en fragmentos de menor área.

¿Cuáles serían las recomendaciones para la conservación y restauración del bosque Chaqueño que surgen a partir de este estudio?

En el desarrollo de esta Tesis se encontró que el conjunto fragmentos de bosque Chaqueño junto con otros elementos del paisaje como los árboles aislados estarían contribuyendo a mantener un ensamble de aves frugívoras y dispersoras que favorecen la conectividad ecológica del proceso de dispersión. Por esta razón, sería sumamente importante conservar fragmentos de diferentes áreas y conectividades estructurales, y en especial, revalorizar a los árboles aislados y fragmentos pequeños como elementos claves ya que son reservorios de muchas especies de plantas ornitócoras y son habitados y/o

utilizados por las aves frugívoras que se desplazan en el paisaje fragmentado. Asimismo, podría considerarse a estos elementos como conectores del paisaje fragmentado (Rubio y Saura 2012) no sólo para las aves en movimiento sino también para el proceso de dispersión ya que reciben una alta densidad de semillas dispersadas por aves desde los fragmentos convirtiéndose en focos de concentración de semillas.

Es importante destacar que las interacciones planta-animal del bosque Chaqueño representan un sistema simplificado en comparación con las que se establecen en los bosques tropicales, ya que existen menos especies de plantas dispersadas por animales y las aves son las únicas dispersoras aéreas, adquiriendo una gran importancia para el movimiento de semillas a larga distancia. En el paisaje fragmentado estudiado se encontró que el ensamble de las aves frugívoras y dispersoras tendría un papel fundamental para el movimiento de semillas de las plantas que habitan los fragmentos. En consecuencia, si se desea conservar y mantener en el tiempo la función ecológica que las aves proveen mediante la dispersión de semillas sería importante la conservación de todo el ensamble de aves frugívoras y el subconjunto de dispersoras. La existencia de numerosos y diversos agentes de dispersión de semillas de cada especie de planta podría aumentar las probabilidades de dispersión y regeneración de sus plántulas en los ambientes fragmentados. Para futuras aproximaciones se podrían registrar las interacciones planta-ave para analizar cómo es la estructura y complejidad de las redes de interacción en los diferentes fragmentos y determinar si existen especies de aves claves con prioridad de conservación para el mantenimiento del proceso de dispersión de semillas, ya sea por interactuar con la mayoría de las especies de planta o por dispersar una especie de planta particular (García *et al.* 2012). También se podría evaluar la efectividad y calidad de dispersión de cada especie de ave para determinar las consecuencias sobre la dispersión de semillas que pueden tener los cambios en la composición del ensamble de aves entre los fragmentos chaqueños (Luck y Daily 2003). Un enfoque de estas características permitirá determinar si existen cambios en la calidad de las interacciones y la estructura de las redes de interacción en los fragmentos de bosque Chaqueño.

Desde el punto de vista de la restauración de bosques, cabe destacar la relevancia de los fragmentos remanentes porque suelen ser la única fuente de semillas para la regeneración de las especies nativas en los agroecosistemas (Martínez-Garza y González-

Montagutt 2002). Asimismo, en ambientes degradados y/o fragmentados el reclutamiento de plantas frecuentemente está limitado por la dispersión de las semillas (Lehouck *et al.* 2009; Herrera y García 2010). En el desarrollo de esta Tesis se observó que la densidad de la lluvia de semillas dispersadas por aves fue alta en todos los fragmentos seleccionados y, en especial, en los árboles aislados en la matriz de cultivo. Estos árboles estarían funcionando como focos o núcleos de alta concentración de semillas dispersadas con una densidad y composición de especies muy similar a la encontrada en los fragmentos. Los árboles aislados son muy frecuentes en los agroecosistemas fragmentados de Córdoba y podrían ser aprovechados como focos para promover la restauración pasiva de las especies dispersadas por aves a partir del proceso de nucleación. A su vez, se encontró que las semillas de muchas de las especies de plantas aumentan su germinación luego de su paso por el tracto digestivo de las aves lo cual podría ser ventajoso para la regeneración exitosa de las plantas nativas debajo de los árboles aislados. No obstante, para evaluar la efectividad de los árboles aislados como núcleos de restauración pasiva del bosque Chaqueño se deberían estudiar cómo se desarrollan las etapas posteriores a la dispersión de semillas. La exposición a agroquímicos y a grandes fluctuaciones en la matriz, las condiciones del suelo y los factores bióticos como la depredación de semillas debajo de los árboles aislados pueden representar filtros importantes para la germinación y establecimiento de las plántulas (Yarranton y Morrison 1974; Mcclanahan 1993; Slocum 2001; Pausas *et al.* 2006; Benayas *et al.* 2008).

Finalmente, aunque el enfoque de esta Tesis fue principalmente sobre la comunidad de plantas ornitócoras nativas, es importante destacar que en las muestras de defecaciones de aves y en la lluvia de semillas dispersadas colectada en los fragmentos y en los árboles aislados se registraron semillas de algunas especies exóticas (*Lantana camara*, *Ligustrum lucidum* y *Morus* spp.), lo que revela que están estableciéndose nuevas interacciones planta exótica-ave frugívora nativa. Incluso en el experimento de germinación realizado con semillas de Bandera española (*L. camara*) se encontró que el paso por el tracto digestivo de las aves aumenta considerablemente la germinabilidad de sus semillas. La dispersión por aves de semillas de plantas exóticas a través del paisaje fragmentado podría favorecer la expansión y regeneración de estas especies con consecuencias negativas sobre la

conservación de la comunidad de plantas nativas y de las interacciones mutualísticas entre las especies nativas (McConkey *et al.* 2012).

¿Cuáles son las nuevas preguntas que surgen a partir de este estudio?

- ✓ ¿Cómo varía la red de interacciones planta-ave frugívora entre los fragmentos de bosque Chaqueño?
- ✓ ¿La configuración espacial de los fragmentos y elementos del paisaje como árboles aislados y corredores tienen un papel importante en la conectividad funcional mediada por el movimiento de las aves? ¿Cómo varía la conectividad funcional en paisajes fragmentados con diferentes configuraciones espaciales? ¿Qué ocurre con la conectividad ecológica del proceso de dispersión de semillas en estos paisajes diferentes?
- ✓ ¿Cómo es el flujo de movimiento de semillas entre los fragmentos? Sería importante poder determinar si las semillas dispersadas provienen de otros fragmentos o del mismo fragmento, sobre todo desde el punto de vista de las plantas para ver si se mantiene la conectividad genética de sus poblaciones.
- ✓ ¿Los árboles aislados pueden ser utilizados como núcleos de restauración? ¿Qué ocurre con la germinación y establecimiento de plántulas de las semillas dispersadas por aves?

Conclusiones

- ✓ La abundancia relativa de aves frugívoras y el subconjunto de dispersoras de semillas no estuvo relacionada con el área de los siete fragmentos ni con las variables indicadoras de la oferta de frutos en los fragmentos (i.e. densidad de plantas ornitócoras con oferta de frutos e intensidad de fructificación) y tampoco con la conectividad estructural. Sin embargo, se observó una tendencia de relación positiva entre la abundancia relativa de las aves frugívoras y la conectividad estructural de los fragmentos. Asimismo, la identidad de las especies dispersoras de semillas varió en cada fragmento. En los fragmentos pequeños se registraron menos especies de aves y la mayoría fueron frugívoras. En los fragmentos de mayor área se

capturaron más especies de aves dispersoras de semillas y la abundancia de algunas fue aumentando a medida que aumentó el área del fragmento.

- ✓ La tasa de desplazamiento de las aves frugívoras y dispersoras no varió entre los siete fragmentos de diferente área y conectividad estructural. En general, no se encontró un patrón común en la dirección de los desplazamientos de salida de las seis aves dispersoras (Fío fíos, Zorzal chalcharero, Pepitero de collar, Carpintero real, Benteveo común y el Naranjero) desde los fragmentos focales y de llegada desde los fragmentos vecinos. Sin embargo, el destino de los desplazamientos de salida de las aves desde algunos fragmentos focales no se distribuyó al azar entre los diferentes fragmentos vecinos. Asimismo, las seis especies de aves conectaron funcionalmente el fragmento focal con los fragmentos vecinos mediante sus desplazamientos, pero, específicamente, el Benteveo y el Naranjero promovieron una mayor conectividad funcional mediada por sus mayores tasas de desplazamiento y sus orientaciones de vuelo hacia diversos fragmentos vecinos.
- ✓ La densidad de semillas total y heteroespecífica y la composición de la lluvia de semillas dispersadas por aves no varió entre los ocho fragmentos de diferente área y conectividad estructural. La mayor densidad de las semillas dispersadas perteneció a especies nativas arbóreas y arbustivas como el Tala y el Tumiñico. A su vez, se registraron semillas del Coco y de Moradillo en densidades intermedias a altas en todos los fragmentos.
- ✓ La densidad de semillas heteroespecíficas dispersadas por aves debajo de árboles aislados de Tala y Algarrobo (*Prosopis* spp.) fue mayor en comparación con la encontrada debajo de las mismas especies en un fragmento pequeño, uno mediano y los dos fragmentos de mayor área. En los restantes fragmentos, también se observó una tendencia similar, es decir una menor densidad de semillas en comparación con los árboles aislados. Finalmente, la densidad de semillas heteroespecíficas fue mayor y más variable en árboles aislados de Tala en comparación con los árboles de Algarrobo. La composición de semillas debajo de ambos árboles aislados también fue diferente.
- ✓ En los experimentos de germinación realizados con las especies de plantas más representadas en la lluvia de semillas dispersadas se encontraron aumentos en la

germinabilidad y mayores velocidades de germinación de las semillas ingeridas por las aves en comparación con los frutos intactos para la cinco de las siete de las especies de plantas ornitócoras seleccionadas (salvo para el Tala y el Piquillín). En las restantes especies se detectaron diferentes mecanismos que actuarían sobre las semillas durante su paso por el tracto digestivo de las aves. Las semillas del Tumiñico y el Moradillo presentarían un mecanismo de desinhibición química por liberación de la pulpa del fruto durante su paso por el tracto digestivo. En cambio, el Coco fue la única especie en donde parecería existir un mecanismo de escarificación química y/o mecánica de la cubierta seminal. Finalmente, las semillas del Molle de beber y la Bandera española podrían estar siendo sometidas a mecanismos conjuntos de desinhibición química y/o escarificación de la cubierta seminal.

- ✓ La lluvia de semillas dispersadas encontrada en los distintos elementos (i.e. fragmentos y árboles aislados) sugiere que el proceso de dispersión de semillas por aves se mantiene en el paisaje fragmentado estudiado. Principalmente, la lluvia de semillas dispersadas encontrada debajo de los árboles aislados es una evidencia clave de la existencia de movimiento de semillas entre los fragmentos y, junto con la conectividad funcional mediada por el movimiento de las aves frugívoras evidencian la existencia de una conectividad ecológica del proceso de dispersión de semillas por aves en el paisaje fragmentado.
- ✓ Es importante destacar que cada una de las seis especies de aves dispersoras analizadas presentó un tipo de conectividad funcional de los fragmentos. Se sugiere que estos patrones de movimiento diferentes pueden ser complementarios en la conectividad funcional de todo paisaje fragmentado y también pueden ser complementarios desde el punto de vista de la dispersión de semillas favoreciendo la distribución espacial de semillas de la mayoría de las especies la comunidad de plantas ornitócoras en todos los tipos de fragmentos que conectan mediante su movimiento. Esta distribución espacial de semillas se ve reflejada en la similitud de la composición y cantidad de semillas dispersadas encontrada en los árboles aislados y en los fragmentos.
- ✓ Finalmente, se propone que el ensamble de aves frugívoras y dispersoras está utilizando los elementos del paisaje fragmentado chaqueño estudiado como un todo

para el rastreo de frutos y estos patrones de movimiento traen aparejados la dispersión de las semillas de las plantas que consumen, facilitando la conectividad ecológica del proceso de dispersión de semillas. Es decir que las aves frugívoras y dispersoras están actuando como “conectores móviles” del proceso de dispersión de semillas en el paisaje fragmentado Chaqueño.

Bibliografía

- Aguilar R, Ashworth L, Galetto L, Aizen MA (2006) Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology letters* 9:968–80
- Aguilar R, Ashworth L, Cagnolo L, Jausoro M, Quesada M y L Galetto (2009) Dinámica de interacciones mutualistas y antagonistas en ambientes fragmentados. En: Medel R, Aizen MA y R Zamora (eds) *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. 1°ed. Universitaria, Santiago de Chile, pp 199-230
- Aguilar, R. (2005). Efectos de la fragmentación de bosques sobre el éxito reproductivo de especies nativas del Bosque Chaqueño Serrano de Córdoba. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, pp. 1–169.
- Aide TM, Clark ML, Grau HR, López-Carr D, Levy MA, Redo D, Bonilla-Moheno M, Riner G, Andrade-Núñez MJ, Muñiz M (2012) Deforestation and Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica* 0:n/a–n/a
- Beltzer AH, Comini B, Latino S, Quiroga M (1999) Alimentary biology of the golden billed altator *Saltator aurantiirostris* (Aves: Emberizidae) in the parana river floodplain (Argentina). *Anales de Biología* 22:51–60
- Benayas JMR, Bullock JM, Newton AC (2008) Creating woodland islets to reconcile ecological restoration, conservation, and agricultural land use. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6:329–336

- Cagnolo L, Cabido M, Valladares G (2006) Plant species richness in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina: Ecological traits and habitat fragmentation effects. *Biological Conservation* 132:510–519
- Casenave L de, Pelotto JP, Caziani SM, Mermoz M, Protomastro J (1998) Responses of avian assemblages to a natural edge in a Chaco semiarid forest in Argentina. *The auk* 115:425–435
- Caziani SM (1996) Interacción plantas-aves dispersoras de semillas en un bosque chaqueño semiárido. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina, 202 pp.
- Caziani SM y JJ Protomastro (1994). Diet of the chaco chachalaca [Argentina]. *Wilson Bulletin* 106: 640-648.
- Codesido M, Bilenca D (2004) Variación estacional de un ensamble de aves en un bosque subtropical semiárido del Chaco Argentina. *Biotropica* 36:544–554
- Cordeiro NJ, Howe HF (2003) Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100:14052–6
- Dardanelli S, Nores M (2001) Extinción y colonización de aves en fragmentos de bosque de la Provincia de Córdoba, Argentina. *Boletín de la academia nacional de Ciencias* 66:56–60
- Dardanelli S, Nores ML, Nores M (2006) Minimum area requirements of breeding birds in fragmented woodland of Central Argentina. *Diversity and Distributions* 12:687–693
- De la Peña MR (2011) Observaciones de campo en la alimentación de las aves. *Biologica* 13
- Fischer J, Lindenmayer DB (2007) Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16:265–280

- Ferreras AE, Torres C, Galetto L (2008) Fruit removal of an invasive exotic species (*Ligustrum lucidum*) in a fragmented landscape. *Journal of Arid Environments* 72:1573–1580
- García D, Chacoff NP (2007) Scale-dependent effects of habitat fragmentation on hawthorn pollination, frugivory, and seed predation. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology* 21:400–11
- García D, Ortiz-Pulido R (2004) Patterns of resource tracking by avian frugivores at multiple spatial scales: two case studies on discordance among scales. *Ecography* 27:187–196
- García D, Zamora R, Amico GC (2010) Birds as suppliers of seed dispersal in temperate ecosystems: conservation guidelines from real-world landscapes. *Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology* 24:1070–9
- García D, Martínez D, Herrera JM, Morales JM (2012) Functional heterogeneity in a plant-frugivore assemblage enhances seed dispersal resilience to habitat loss. *Ecography*:no–no
- Gavier GI, Bucher EH (2004) Deforestación de las sierras chicas de Córdoba (Argentina) en el período 1970-1997. *Academia Nacional de Ciencias* 101:1–28
- Herrera JM, García D (2010) Effects of forest fragmentation on seed dispersal and seedling establishment in ornithochorous trees. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology* 24:1089–98
- Jordano P, Forget P-M, Lambert JE, Böhning-Gaese K, Traveset A, Wright SJ (2011) Frugivores and seed dispersal: mechanisms and consequences for biodiversity of a key ecological interaction. *Biology letters* 7:321–3
- Kirika JM, Bleher B, Böhning-Gaese K, Chira R, Farwig N (2008) Fragmentation and local disturbance of forests reduce frugivore diversity and fruit removal in *Ficus thonningii* trees. *Basic and Applied Ecology* 9:663–672

- Lees AC, Peres CA (2009) Gap-crossing movements predict species occupancy in Amazonian forest fragments. *Oikos* 118:280–290
- Lehouck V, Spanhove T, Colson L, Adringa-Davis A, Cordeiro NJ, Lens L (2009) Habitat disturbance reduces seed dispersal of a forest interior tree in a fragmented African cloud forest. *Oikos* 118:1023–1034
- Leibold M a., Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez a. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601–613
- Lloyd P, Martin TE, Remond RL, Langner U, Hart MM (2005) Linking demographic effects of habitat fragmentation across landscapes to continental source-sink dynamics. *Ecological Applications* 15:1504–1514
- Luck GW, Daily GC (2003) Tropical countryside bird assemblages : richness , composition , foraging differ by landscape context. *Ecological Applications* 13:235–247
- Magrath A, Larrinaga AR, Santamaría L (2012) Effects of matrix characteristics and interpatch distance on functional connectivity in fragmented temperate rainforests. *Conservation Biology* 26:238–247
- Markl JS, Schleuning M, Forget PM, Jordano P, Lambert JE, Traveset A, Wright SJ, Böhning-Gaese K (2012) Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology* 26:1072–81.
- Martensen AC, Pimentel RG, Metzger JP (2008) Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: Implications for conservation. *Biological Conservation* 141:2184–2192
- Martínez-Garza C, González-Montagutt R (2002) Seed rain of fleshy-fruited species in tropical pastures in Los Tuxtlas , Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 18:457–462

- Mcclanahan TR (1993) Accelerating Forest Succession in a Fragmented Landyscape : The Role of Birds and Perches. *Conservation Biology* 7:279–288
- McConkey KR, Prasad S, Corlett RT, Campos-Arceiz A, Brodie JF, Rogers H, Santamaria L (2012) Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation* 146:1–13
- Moran C (2007) Consequences of rainforest fragmentation for frugivorous vertebrates and seed dispersal. Griffith University
- Noir FA, Bravo S, Abdala R (2002) Mecanismos de dispersión de algunas especies de leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano. *Quebracho* 9:140–150
- Ortiz-Pulido R, Laborde J, Guevara S (2000) Frugivoría por Aves en un Paisaje Fragmentado: Consecuencias en la Dispersión de Semillas. *Biotropica* 32:473–488
- Pausas JG, Bonet A, Maestre FT, Climent A (2006) The role of the perch effect on the nucleation process in Mediterranean semi-arid oldfields. *Acta Oecologica* 29:346–352
- Pejchar L, Pringle RM, Ranganathan J, Zook JR, Duran G, Oviedo F, Daily GC, Rica C (2008) Birds as agents of seed dispersal in a human-dominated landscape in southern Costa Rica. *Biological Conservation* 141:536–544
- Pizo MA (2007) Frugivory by birds in degraded areas of brazil. En: Dennis AJ (ed) *Seed Dispersal: Theory and its Application in a Changing World*. CAB International, pp 615–627
- Ponce AM, Grilli G, Galetto L (2012) Frugivoría y remoción de frutos ornitócoros en fragmentos del bosque chaqueño de Córdoba (Argentina). *Bosque* 33:33–41
- Prugh LR, Hodges KE, Sinclair ARE, Brashares JS (2008) Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:20770–5

- Rabello A, Ramos FN, Hasui É (2010) Efeito do tamanho do fragmento na dispersão de sementes de Copaíba (*Copaifera langsdorffii* Delf .). *Biota Neotropica* 10:47–54
- Rubio L, Saura S (2012) Assessing the importance of individual habitat patches as irreplaceable connecting elements: An analysis of simulated and real landscape data. *Ecological Complexity* 11:28–37
- Sekercioglu CH (2006) Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in ecology & evolution* 21:464–71
- Slocum MG (2001) How tree species differ as recruitment foci in a tropical pasture. *Ecology* 82:2547–2559
- Thornton DH, Branch LC, Sunquist ME (2011) The influence of landscape, patch, and within-patch factors on species presence and abundance: a review of focal patch studies. *Landscape Ecology* 26:7–18
- Uriarte M, Anciães M, da Silva MTB, Rubim P, Johnson E, Bruna EM (2011) Disentangling the drivers of reduced long-distance seed dispersal by birds in an experimentally fragmented landscape. *Ecology* 92:924–37
- Valdivia CE, Simonetti JA (2006) Decreased frugivory and seed germination rate do not reduce seedling recruitment rates of *Aristolelia chilensis* in a fragmented forest. *Biodiversity and Conservation* 16:1593–1602
- Varela RO (2004) Frugivoría y dispersión de semillas por 13 especies de vertebrados del Chaco Salteño, Argentina. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Yabe RDS, Marques EJ, Marini MÂ (2010) Movements of birds among natural vegetation patches in the Pantanal, Brazil. *Bird Conservation International* 20:400–409

- Yarranton GA, Morrison RG (1974) Spatial Dynamics of a Primary Succession :
Nucleation. *The Journal of Ecology* 62:417–428
- Zak MR, Cabido M, Hodgson JG (2004) Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biological Conservation* 120:589–598.
- Zak MR (2008) Patrones espaciales de la vegetación de la provincia de Córdoba. Análisis complementario de información satelital y datos de campo. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.

Apéndices

Apéndice I

Consumo de frutos por aves

Durante la temporada de muestreo 2009, se utilizaron redes de niebla para capturar aves frugívoras en los fragmentos (Ver metodología en **Capítulo 1**). Se recolectaron 179 defecaciones y un regurgitado de las aves frugívoras capturadas. Estas muestras fueron analizadas en el laboratorio con lupa y se determinó la presencia de semillas. Las semillas fueron identificadas hasta especie mediante la utilización de una colección de referencia realizada con frutos y semillas colectadas en los fragmentos. Posteriormente se cuantificó por cada especie de ave: el número de defecaciones o regurgitados, proporción de defecaciones con semillas, promedio de semillas por muestra; número de semillas y riqueza de las especies de plantas.

En el 25 % de las muestras (n= 45) se encontraron semillas de once especies de plantas, y éstas pertenecieron a siete especies de aves (Figura 1).

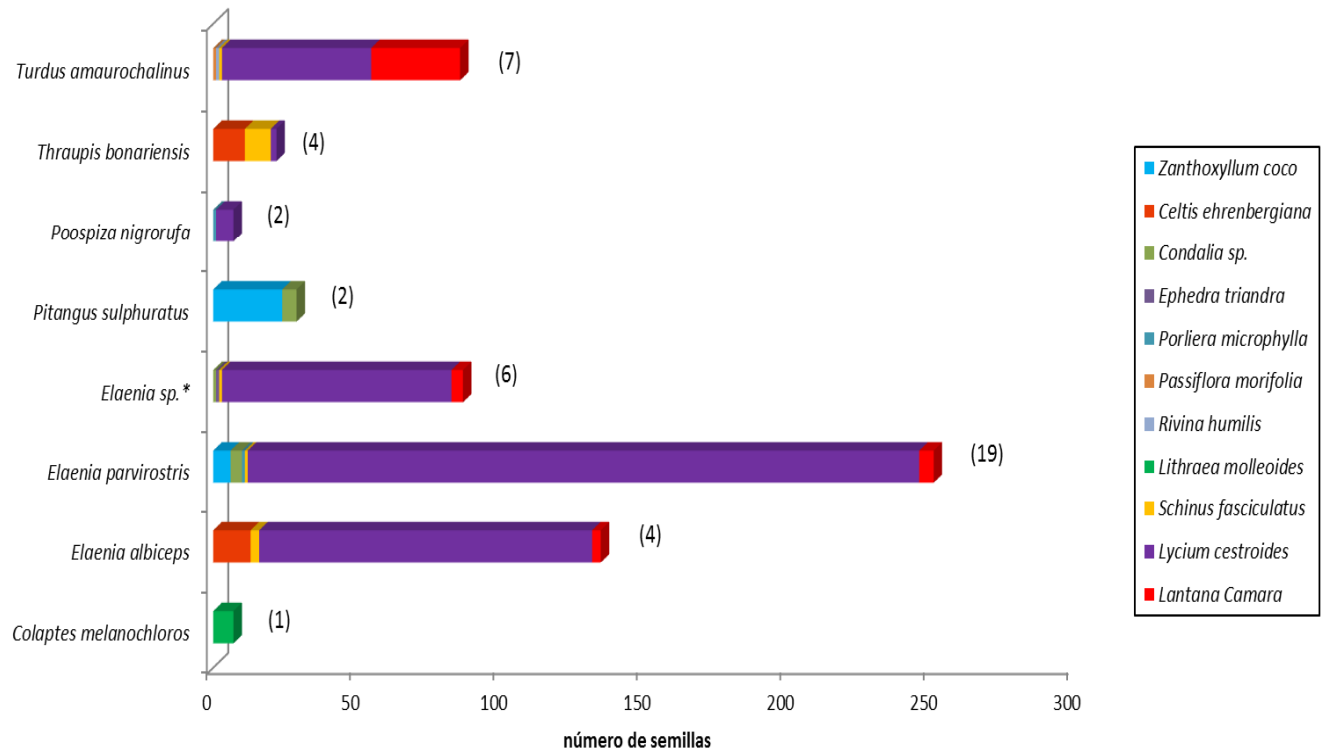


Figura 1. Número de semillas de once especies de plantas encontradas en 44 defecaciones y un regurgitado de siete especies de aves. Al lado de cada columna se encuentra el número de muestras analizadas por especie (n). *Elaenia spp.** son individuos juveniles de ambas especies *E. parvirostris* y *E. albiceps*.

Las dos especies de Fíos (*Elaenia parvirostris* y *E. albiceps*) y el Zorzal chalcharero (*Turdus amaurochalinus*) presentaron mayor cantidad de semillas en las defecaciones, proporción de defecaciones con semillas, y riqueza de especies de plantas en las muestras obtenidas (Tabla 1). Si bien para el Naranjero (*Thraupis bonariensis*), Benteveo común (*Pitangus sulphuratus*) y Carpintero real (*Colaptes melanochloros*) se obtuvieron menos muestras, existió una proporción importante de semillas en las defecaciones (Tabla 1).

Tabla 1. Número de defecaciones, proporción de defecaciones con semillas, número promedio de semillas por defecación y riqueza de especies de plantas en las defecaciones de diez aves frugívoras capturadas con redes de niebla durante la temporada de muestreo 2009.

Especie de ave	Nº defecaciones	Proporción de defecaciones con semillas	nº medio de semillas	Riqueza
<i>Colaptes melanochloros</i>	3	0,33	-	1
<i>Elaenia albiceps</i>	4	1,00	30,50	4
<i>Elaenia parvirostris</i>	21	0,90	13,89	7
<i>Elaenia spp.*</i>	6	1,00	14,50	6
<i>Myiodynastes maculatus</i>	1	0,00	0	0
<i>Pitangus sulphuratus</i>	3 ^a	0,67	14,50	2
<i>Poospiza nigrorufa</i>	10	0,20	3,50	2
<i>Saltator aurantirostris</i>	21	0,00	0	0
<i>Thraupis bonariensis</i>	5	0,80	15,80	3
<i>Turdus amaurochalinus</i>	13	0,54	10,33	5
<i>Vireo olivaceus</i>	1	0,00	0	0

^a1 muestra es un regurgitado

*juveniles de ambas especies: *E. parvirostris* y *E. albiceps*

Apéndice II

Densidad de plantas ornitócoras y oferta de frutos maduros

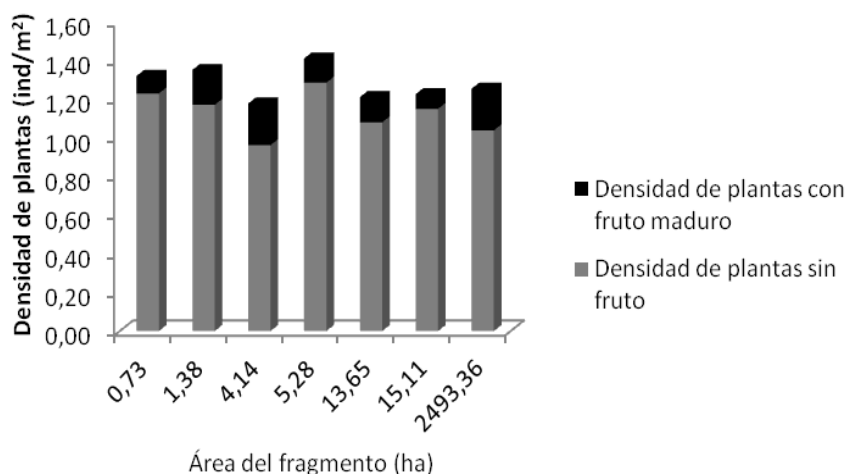
Tabla 1. Especies de plantas ornitócoras registradas en los siete fragmentos y fenología de fructificación durante el periodo de muestreo (2009).

	Enero	Febrero	Marzo
Árboles			
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	■	■	■
<i>Condalia buxifolia</i>	■		?
<i>Jodinia rhombifolia</i>			
<i>Morus alba*</i>			
<i>Ligustrum lucidum*</i>			
<i>Lithrea molleoides</i>			
<i>Zanthoxylum coco</i>			
Arbustos			
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	■	■	■
<i>Cestrum parqui</i>			
<i>Condalia montana</i>	■	■	
<i>Condalia microphylla</i>	■		
<i>Berberis ruscifolia</i>		?	
<i>Ephedra triandra</i>		?	?
<i>Lantana camara*</i>	■	■	■
<i>Lycium cestroides</i>	■	■	■
<i>Lycium ciliatum</i>	■	?	?
<i>Porlieria microphylla</i>		?	
<i>Schinus fasciculatus</i>			
<i>Solanum argentinum</i>	■		■
Hierbas			
<i>Lantana grisebachii</i>	■		?
<i>Lantana sp.</i>	■	?	?
<i>Rivina humilis</i>	■	■	■
<i>Salpichroa organifolia</i>			
<i>Solanum sp.</i>	■	■	■
<i>Solanum chenopodioides</i>		■	■
Enredaderas			
<i>Passiflora morifolia</i>			■
<i>Passiflora suberosa</i>	?		

*Especies exóticas

Durante el período de muestreo existió una baja densidad de individuos con oferta de frutos maduros en todos los fragmentos (Figura 1.a). Las especies arbustivas, herbáceas y enredaderas fueron las que presentaron mayor densidad de individuos con oferta de frutos maduros durante la temporada muestreada en comparación con las especies arbóreas (Figura 1.b).

a)



b)

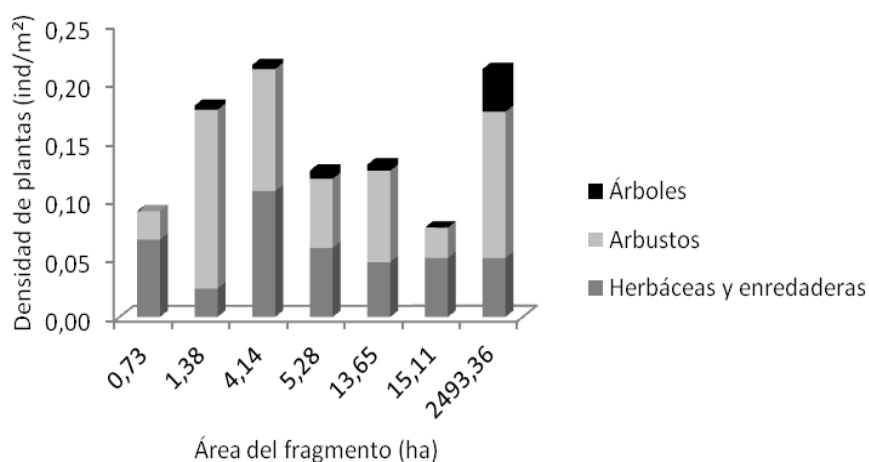


Figura 1.a. Densidad de plantas de las especies ornitócoras (individuos por m²) sin oferta de fruto y con oferta de fruto maduro. **1.b.** Densidad de plantas con oferta de frutos maduros de las especies arbóreas, arbustivas, herbáceas y enredaderas en los siete fragmentos de Bosque Chaqueño. En la Tabla 1 del Apéndice II se encuentran las especies de plantas incluidas en cada categoría.

La intensidad de fructificación de Fournier de las especies arbustivas fue mayor en tres fragmentos de diferentes áreas (Figura 2). Asimismo, se observó una mayor intensidad de fructificación de las especies arbóreas en el fragmento de mayor área (Figura 2).

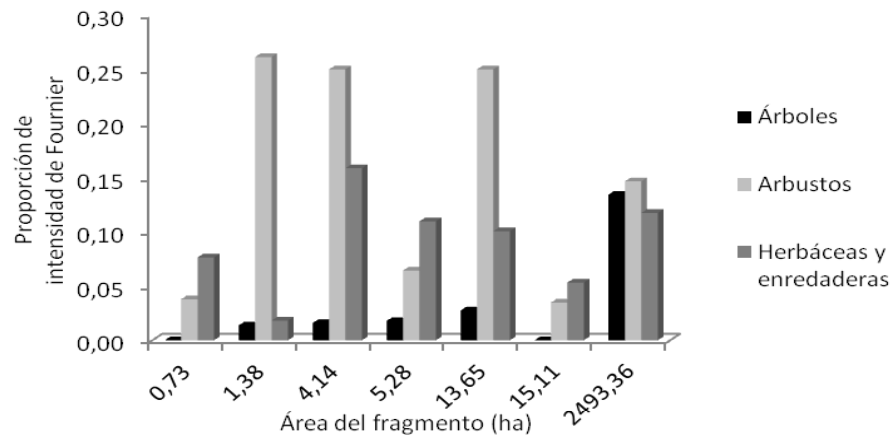


Figura 2. Proporción de intensidad de fructificación de Fournier para los árboles, arbustos, herbáceas y enredaderas en los siete fragmentos de bosque Chaqueño. En la Tabla 1 del Apéndice II se encuentran las especies de plantas incluidas en cada categoría.

Tabla 2. Tasa de captura (n° de capturas en 10 hs/red) y Riqueza de las especies de aves frugívoras y dispersoras en los siete fragmentos de bosque Chaqueño de diferente área (hectáreas). En **negrita** se destacan las especies dispersoras de semillas.

Especie	Abreviatura	Área						
		0,7 31	1,38 1	4,14 2	5,27 9	13,64 6	15,10 8	2493,36 4
<i>Aimophila strigiceps</i>	Aimstr				0,20			0,10
<i>Colaptes melanochloros</i>	Colmel				0,10	0,06		0,03
<i>Coryphospingus cucullatus</i>	Corcuc	0,2 4	0,11	0,35	0,70	0,39	0,13	0,07
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Cycguj					0,11	0,13	
<i>Elaenia albiceps</i>	Elaalb				0,30	0,11		
<i>Elaenia parvirostris</i>	Elapar			0,09	0,10	0,45		0,33
<i>Elaenia sp.</i>	Elasp				0,10			0,13
<i>Leptotila verreauxi</i>	Lepver				0,06			0,03
<i>Myiarchus sp.</i>	Myisp			0,09				
<i>Myiodynastes maculatus</i>	Myimac							0,07
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Pitsul		0,11				0,07	0,07
<i>Poospiza melanoleuca</i>	Poomel					0,11	0,07	
<i>Poospiza nigrorufa</i>	Poonig		0,23	0,26	0,70	0,22	0,07	0,03
<i>Pseudoseisura lophotes</i>	Pselop							0,03
<i>Saltator aurantiirostris</i>	Salaur	0,2 4		0,09	0,60	0,34	0,26	
<i>Thraupis bonariensis</i>	Thrbon			0,09				0,13
<i>Turdus amaurochalinus</i>	Turama			0,09	0,50		0,07	
<i>Turdus chiguanco</i>	Turchi							0,03
<i>Turdus rufiventris</i>	Turruf							0,03
<i>Turdus sp.</i>	Tursp		0,11		0,10	0,17		0,03
<i>Vireo olivaceus</i>	Viroli							0,03
<i>Zonotrichia capensis</i>	Zoncap	0,2 4	0,11		0,30	0,11	0,07	0,20
Riqueza								
frugívoros/dispersores		3/1	5/2	7/5	12/7	10/5	8/3	16/10

Apéndice III

Tabla 1. Proporciones de los desplazamientos de aves de cada una de las seis especies dispersoras desde o hacia los fragmentos vecinos (salidas y entradas) registradas en los siete fragmentos focales de bosque Chaqueño. Ver en la Figura 4 los números de referencia de los fragmentos focales y vecinos.

Fragmento focal	Fragmento vecino	Dirección de los movimientos^a	Especies de aves^b	Proporción de los desplazamientos
1)	1	S	Pitsul	0,13
		S	Thrbon	0,27
		E	Pitsul	0,07
		E	Thrbon	0,13
	2	S	Elasp	0,07
		S	Turama	0,07
		E	Pitsul	0,20
	3	S	Thrbon	0,07
	2)	1	S	Pitsul
2		S	Thrbon	0,04
		E	Thrbon	0,04
3		S	Pitsul	0,08
		S	Thrbon	0,04
4		S	Colmel	0,08
		S	Elasp	0,04
		S	Pitsul	0,04
		S	Thrbon	0,40
E		Thrbon	0,12	
3)	1	S	Pitsul	0,17
		S	Salaur	0,06
	2	S	Salaur	0,06
		S	Thrbon	0,06
		E	Salaur	0,06
	E	Thrbon	0,11	
	3	S	Pitsul	0,06
	4	S	Pitsul	0,06
		S	Salaur	0,06
	5	S	Pitsul	0,28
		S	Thrbon	0,06
4)	1	S	Turama	0,13
		E	Elasp	0,13
	2	S	Colmel	0,13
		S	Thrbon	0,38

		E	Thrbon	0,25
5)	1	S	Pitsul	0,02
		S	Thrbon	0,02
	2	S	Elasp	0,05
		S	Turama	0,05
	3	E	Elasp	0,05
		S	Pitsul	0,05
		S	Salaur	0,05
		S	Thrbon	0,07
		E	Pitsul	0,05
		E	Salaur	0,02
		S	Thrbon	0,05
	4	E	Thrbon	0,02
		S	Elasp	0,05
	5	S	Turama	0,10
		E	Elasp	0,05
		E	Turama	0,05
		E	Thrbon	0,05
		S	Pitsul	0,02
	6	S	Salaur	0,02
		E	Turama	0,02
		E	Thrbon	0,05
S		Pitsul	0,02	
7	S	Salaur	0,05	
	E	Salaur	0,05	
6)	1	S	Salaur	0,04
		S	Pitsul	0,04
	2	S	Salaur	0,14
		S	Thrbon	0,06
		S	Turama	0,02
		E	Elasp	0,06
		E	Pitsul	0,02
		E	Salaur	0,02
		E	Thrbon	0,02
		E	Turama	0,02
	3	S	Thrbon	0,02
		S	Pitsul	0,02
	4	S	Turama	0,02
		S	Thrbon	0,06
		E	Turama	0,04
		E	Thrbon	0,02
	5	S	Colmel	0,02
		S	Elasp	0,02

		S	Pitsul	0,12
		S	Salaur	0,02
		S	Thrbon	0,02
		E	Thrbon	0,02
	6	S	Thrbon	0,02
	7	S	Salaur	0,02
	8	S	Elasp	0,02
		S	Pitsul	0,02
		S	Turama	0,02
		S	Thrbon	0,02
		E	Thrbon	0,04
	9	E	Pitsul	0,02
7)	1	S	Colmel	0,03
		S	Pitsul	0,06
		E	Pitsul	0,02
		E	Thrbon	0,02
	2	S	Colmel	0,03
		S	Turama	0,02
		E	Thrbon	0,02
	3	E	Thrbon	0,02
	4	S	Pitsul	0,02
	5	S	Elasp	0,02
		S	Turama	0,02
	6	S	Pitsul	0,02
		E	Thrbon	0,02
	7	S	Pitsul	0,02
		S	Thrbon	0,03
	8	E	Pitsul	0,02
		E	Thrbon	0,02
	9	S	Pitsul	0,02
		S	Thrbon	0,02
	10	S	Pitsul	0,03
		S	Thrbon	0,16
		E	Pitsul	0,02
		E	Thrbon	0,02
	11	S	Pitsul	0,03
		E	Thrbon	0,02
	12	S	Thrbon	0,02
		E	Thrbon	0,02
	13	S	Salaur	0,02
	14	S	Colmel	0,02
		S	Elasp	0,02
		S	Pitsul	0,06

	S	Thrbon	0,03
	E	Pitsul	0,03
	E	Thrbon	0,02
15	S	Pitsul	0,05
	S	Turama	0,03
	E	Thrbon	0,02

^a Dirección de los desplazamientos: S: salidas, E: entradas

^b Abreviaturas de las especies de aves: Pitsul: *Pitangus sulphuratus*; Thrbon: *Thraupis bonariensis*; Salaur: *Saltator aurantiirostris*; Turama: *Turdus amaurochalinus*; Colmel: *Colaptes melanochloros*; Elasp: *Elaenia parvirostris* y *E. albiceps*.

Apéndice IV

Tabla 1. Total de semillas dispersadas por aves, densidad de semillas dispersadas totales y heteroespecíficas (número de semillas/0,25 m²) y número de colectores en cada fecha de colecta de la lluvia de semillas (año 2011) en los ocho fragmentos de Bosque Chaqueño de diferente área.

Área del fragmento (ha)	Fecha	Número de colectores	Total de semillas dispersadas	Densidad total	Densidad heteroespecíficas
0,57	04-feb	8	115,00	14,38	7,00
	02-mar	8	82,00	10,25	4,63
	15-abr	8	82,00	10,25	3,63
	17-may	8	34,00	4,25	2,50
	23-jun	5	0,00	0,00	0,00
	12-ago	1	0,00	0,00	0,00
	08-oct	8	1,00	0,13	0,13
	Promedio±DE				5,61±5,98
Mediana				2,5	2,38
0,73	27-ene	12	26,00	2,17	0,33
	24-feb	11	42,00	3,82	2,73
	06-abr	11	19,00	1,73	0,27
	17-may	10	22,00	2,20	0,40
	10-jun	9	3,00	0,33	0,00
	10-ago	11	38,00	3,45	0,73
	11-oct	10	37,00	3,36	3,36
	Promedio±DE				2,44±1,22
Mediana				1,35	1,46
1,38	19-ene	12	9,00	0,75	0,75
	03-feb	12	4,00	0,33	0,33
	01-mar	12	16,00	1,33	1,17
	14-abr	12	29,00	2,42	2,25
	20-may	12	32,00	2,67	1,58
	23-jun	12	37,00	3,08	1,67
	12-ago	12	14,00	1,17	0,42
	08-oct	12	27,00	2,25	2,00
	Promedio±DE				1,75±0,99
Mediana				1,38	0,83

Tabla 1. *Continuación.*

4,14	03-feb	20	98,00	4,90	3,30
	01-mar	18	87,00	4,83	3,78
	14-abr	19	29,00	1,53	1,05
	20-may	18	6,00	0,33	0,22
	16-jun	20	2,00	0,10	0,10
	12-ago	18	45,00	2,50	2,06
	08-oct	15	2,00	0,13	0,13
	Promedio±DE				2,05±1,99
Mediana				1,53	1,05
5,28	04-feb	18	120,00	6,67	3,83
	02-mar	20	165,00	8,25	3,55
	15-abr	20	124,00	6,20	2,40
	20-may	15	49,00	3,27	0,67
	23-jun	13	11,00	0,85	0,31
	12-ago	9	3,00	0,33	0,00
	08-oct	15	2,00	0,13	0,13
	Promedio±DE				3,67±3,18
Mediana				3,27	0,67
13,65	02-feb	39	57,00	1,46	0,87
	25-feb	37	81,00	2,19	1,70
	12-abr	36	38,00	1,06	0,75
	19-may	31	67,00	1,26	0,42
	15-jun	37	49,00	0,46	0,27
	11-ago	33	30,00	0,91	0,91
	10-oct	25	48,00	1,92	1,92
	Promedio±DE				1,32±0,86
Mediana				1,26	0,87
15,11	27-ene	40	104,00	2,60	0,68
	23-feb	40	111,00	2,78	1,68
	05-abr	38	182,00	4,79	1,39
	15-may	28	65,00	2,32	1,50
	09-jun	30	102,00	3,40	2,63
	10-ago	35	75,00	2,14	1,46
	11-oct	36	125,00	3,47	2,86
	Promedio±DE				3,07±1,15
Mediana				2,78	1,50

Tabla 1. *Continuación.*

2493,36	20-ene	31	48,00	1,55	1,16
	9,10,11-feb	33	53,00	1,61	1,00
	21-22 mar, 1-ab	64	120,00	1,88	0,83
	28-ab, 5,6-may	66	161,00	2,44	1,71
	21-may,2,3- jun	78	92,00	1,18	0,67
	26,29-jul, 3-ag	66	125,00	1,89	1,45
	2,3-oct	50	26,00	0,52	0,50
Promedio±DE				1,58±0,68	1,05±0,41
Mediana				1,61	1,00

Apéndice V

Tabla 1. Proporción de semillas germinadas en cada tratamiento: F: **fruto intacto**, G: **semillas ingeridas**, M: **semillas con extracción manual de la pulpa**, para las siete especies comparadas. Se presentan promedio \pm desvío estándar, y mediana en **negrita**.

Especies	Tratamientos		
	G	F	M
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	0,74 \pm 0,11 0,75	0,51 \pm 0,29 0,50	0,60 \pm 0,30 0,69
<i>Condalia sp.</i>	0,31 \pm 0,23 0,27	0,08 \pm 0,10 0,05	0,48 \pm 0,36 0,56
<i>Lantana camara</i> ¹	0,54 \pm 0,17 0,57	0,13 \pm 0,14 0,09	0,26 \pm 0,15 0,20
	0,47 \pm 0,09 0,50	0,04 \pm 0,07 0,00	0,23 \pm 0,19 0,20
<i>Lithraea molleoides</i>	0,67 \pm 0,19 0,70	0,22 \pm 0,04 0,20	0,37 \pm 0,10 0,40
<i>Lycium cestroides</i> ²	0,31 \pm 0,22 0,25	0,06 \pm 0,12 0,00	0,36 \pm 0,29 0,36
	0,24 \pm 0,19 0,21	0,07 \pm 0,14 0,00	0,35 \pm 0,31 0,32
<i>Schinus fasciculatus</i>	0,17 \pm 0,12 0,15	0,19 \pm 0,11 0,25	0,73 \pm 0,24 0,85
<i>Zanthoxylum coco</i>	0,43 \pm 0,05 0,44	0,04 \pm 0,06 0,00	0,08 \pm 0,08 0,06

¹Los primeros valores corresponden al experimento del 2009-10, y los segundos al experimento del 2011-12.

²Los segundos valores corresponden al experimento realizado sólo con las semillas ingeridas de *Elaenia* spp.

Tabla 2. Condición de las semillas al final del experimento de germinación en los tres tratamientos de germinación: F: **fruto intacto**, G: **semillas ingeridas**, M: **semillas con extracción manual de la pulpa**. Se presentan promedio \pm desvío estándar, y mediana en **negrita**, para la proporción de: semillas muertas, semillas no recuperadas, semillas recuperadas y posteriormente puestas a germinar nuevamente y germinadas. Luego de la mediana se presenta entre paréntesis “n” utilizado en cada caso.

Especie	Tratamiento	Semillas muertas	Semillas no recuperadas	Semillas recuperadas	Semillas recuperadas germinadas
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	G	0,63 \pm 0,31	0,11 \pm 0,15	0,26 \pm 0,25	0
		0,67	0	0,33	
		(13)	(13)	(13)	
	F	0,43 \pm 0,40	0,19 \pm 0,32	0,38 \pm 0,35	0
		0,27	0	0,33	
		(13)	(13)	(13)	
M	0,41 \pm 0,44	0,11 \pm 0,29	0,39 \pm 0,45	0	
	0,22	0	0,1		
	(13)	(13)	(13)		
<i>Lantana camara</i> ^l	G	0,2 \pm 0,45	0,02 \pm 0,04	0,78 \pm 0,44	0
		0	0	1	
		(5)	(5)	(5)	
	F	0,66 \pm 0,17	0,03 \pm 0,05	0,31 \pm 0,15	0
		0,63	0	0,35	
		(5)	(5)	(5)	
M	0	0,06 \pm 0,08	0,94 \pm 0,08	0	
		0	1		
		(5)	(5)		
<i>Lithraea molleoides</i>	G	–	1	0	
			(6)		
	F	0,14 \pm 0,21	0,66 \pm 0,39	0	
		0	0,76		
		(6)	(6)		
M	0,48 \pm 0,43	0,52 \pm 0,48	0		
	0,52	0,48			
	(5)	(5)			
<i>Lycium cestroides</i>	G	0,22 \pm 0,21	0,78 \pm 0,21	–	–
		0,23	0,77		
		(21)	(21)		
	F	0,45 \pm 0,39	0	0,7 \pm 0,28	0,69 \pm 0,47
		0,37	(18)	0,82	0,89
		(18)		(14)	(14)
M	0,4 \pm 0,26	0,6 \pm 0,26	–	–	
	0,28	0,72			
	(21)	(21)			

<i>Schinus fasciculatus</i>	G	0,73±0,19 0,71 (7)	0,26±0,2 0,29 (7)	0,01±0,02 0 (7)
	F	0,79±0,38 1 (7)	0,21±0,38 1 (7)	0
	M	0,81±0,38 1 (7)	0,05±0,14 0 (7)	0
<i>Zanthoxylum coco</i>	G	0	0,04±0,06 0 (5)	0,96±0,06 1 (5)
	F	0,07±0,09 0 (5)	0,05±0,09 0 (5)	0,88±0,17 0,94 (5)
	M	0	0,01± 0,03 0 (5)	0,99±0,03 1 (5)

¹Sólo se realizó la evaluación del estado de las semillas para el segundo experimento 2010-11.