



UNCUYO
UNIVERSIDAD
NACIONAL DE CUYO



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

SEMINARIO DE INVESTIGACIÓN PARA OPTAR AL TÍTULO DE LICENCIADO
EN CIENCIAS BÁSICAS CON ORIENTACIÓN EN BIOLOGÍA

¿EXPLICA LA CAUTELA DIETARIA LA FLEXIBILIDAD ECOLÓGICA?

Un análisis de la propensión a consumir alimentos
nuevos por dos aves granívoras del Desierto del
Monte, Argentina

MARÍA MILAGROS JEFFERIES

Director: PROF. DR. SERGIO RAMÓN CAMÍN

Codirector: PROF. DR. LUIS MARONE

2014



GRUPO DE INVESTIGACIÓN EN ECOLOGÍA DE COMUNIDADES DE DESIERTO

- IADIZA, CCT MZA, CONICET

RESUMEN

El grado de flexibilidad ecológica de un animal podría ser resultado de distintos niveles de cautela dietaria. Esta vinculación permitiría entender por qué algunas especies tienen dietas amplias y otras restringidas. Se evaluó en condiciones de laboratorio la cautela de dieta de dos aves granívoras del Desierto del Monte, el Chingolo (*Zonotrichia capensis*, generalista) y el Pepitero Chico (*Saltatricula multicolor*, especialista). Según la Hipótesis del Umbral de la Neofobia, se esperaba que ambas especies serían cautelosas, al desconfiar de las semillas nuevas entregadas, pero que el Pepitero Chico lo sería en mayor grado que el Chingolo. Los indicadores experimentales de cautela de dieta fueron la disposición a aproximarse, tocar y comer semillas nuevas, así como el nivel de consumo de esas semillas. Sólo el Chingolo reaccionó con cautela a la novedad, mostrando mayores latencias en tomar contacto y en consumir el alimento nuevo con respecto a su alimento usual. Además, el Chingolo fue significativamente más lento para aproximarse, tocar y consumir alimentos nuevos que el Pepitero Chico. Ambas especies fueron igualmente voraces debido a que consumieron una masa equivalente de semillas nuevas. Esta evidencia experimental no soporta la relación negativa entre cautela de dieta y flexibilidad ecológica. Se sugieren otros mecanismos sospechosos de ser causantes de la distinta flexibilidad ecológica entre el Chingolo y el Pepitero Chico.

I. INTRODUCCIÓN

La flexibilidad ecológica se define como la capacidad de los organismos para utilizar nuevos recursos (hábitats, alimentos, sitios donde nidificar) (Greenberg 1990a). Es uno de los elementos más importantes en la adaptación y persistencia a largo plazo de las especies a un nuevo hábitat. La flexibilidad ecológica puede medirse a través de la plasticidad de comportamiento (Mettke-Hofmann et al. 2013), ya que la primera reacción de las especies en respuesta a las alteraciones del hábitat se manifiesta en cambios de conducta. Un reflejo de ello son las diferencias en el grado de plasticidad de comportamiento entre especies generalistas y especialistas. Por ejemplo, un comportamiento típicamente plástico es el cambio en la conducta de forrajeo de los generalistas a través de la inclusión de nuevos recursos alimenticios a la dieta (Herborn et al. 2014). La manera en que los individuos responden a la novedad puede tener entonces importantes implicancias ecológicas (Greenberg 1990a). Así, en función del grado de plasticidad de comportamiento, se espera que cuando el animal se encuentre frente a un nuevo alimento pueda mostrarse indiferente (Echeverría & Vassallo 2008), sentir atracción (neofilia) o bien, exhibir cautela dietaria (McMahon et al. 2014).

Al momento del primer contacto con el alimento nuevo, el ave deja de mostrar neofobia, debido a que ya no le tiene miedo al alimento (Brigham & Sibley 1999). Después de superar la neofobia, sigue un periodo de conservadurismo dietario, cuando el ave tiene que decidir si debe o no debe comer el alimento nuevo contactado previamente (Marples & Kelly 1999). Por lo tanto, las duraciones combinadas de neofobia más conservadurismo dietario constituyen la cautela dietaria, que incorpora todo el proceso de aceptación de nuevos alimentos (Marples et al. 2005, 2007). Se ha visto que en aves salvajes el rechazo a incorporar el alimento es de larga duración, por lo que el conservadurismo dietario es un rasgo más complejo que la neofobia, pudiendo extenderse incluso, una vez que la neofobia haya sido superada (Marples & Kelly 1999). Por lo tanto, el conservadurismo dietario parece ser un proceso gradual que consiste en etapas discretas de aceptación que incluye (1) sólo inspección visual; (2) muestreo ocasional o aceptación sólo en au-

sencia de la comida familiar (3) aceptación regular como el último alimento ingerido; y (4) aceptación plena como una comida familiar. La duración de la cautela dietaria en diferentes especies de aves es, en general, asumida como un indicador de la renuencia a incorporar un nuevo alimento en sus dietas (Marples et al. 2007).

Trabajos previos sugieren que los niveles de neofobia y de conservadurismo dietario, tendrían una base genética (Greenberg 2003, Marples & Brakefield 1995), en ese caso, el grado de cautela dietaria estaría sujeto a la acción de la selección natural. A su vez, la cautela dietaria parece estar regulada por la experiencia recolectada a lo largo de la vida del ave, Marples et al. (2007) encontraron que la cautela dietaria puede desactivarse a través de la exposición repetida a un nuevo alimento. A pesar de su relevancia, se sabe muy poco acerca de cómo la cautela dietaria está mediada o controlada. Greenberg (1983) sugirió que la vacilación para acercarse a nuevos objetos podría promover, a lo largo de la historia evolutiva, la especialización de forrajeo, ya que altos niveles de neofobia reducirían el número de tipos de alimentos o microhábitats (con diferentes alimentos) que un ave podría explorar (es decir, la Hipótesis del Umbral de la Neofobia, HUN).

En este trabajo, de acuerdo con la Hipótesis del Umbral de la Neofobia, se propone que el nivel de flexibilidad ecológica podría ser el resultado de distintos niveles de cautela dietaria (Marples et al. 2007). Para evaluar esto, se eligieron dos especies de aves del Neotrópico (*Zonotrichia capensis*, 18 g, Müller 1776) (Ilustración 1) y el Pepitero Chico (*Saltatricula multicolor*, 22 g, Burmeister 1860) (Ilustración 2). Las dos especies fueron clasificadas previamente como pertenecientes a la familia Emberizidae, pero ahora el SACC - South American Classification



Ilustración 1. El Chingolo (*Zonotrichia capensis*). Ilustrador: Guido Prieto



Ilustración 2. El Pepitero Chico (*Saltatricula multicolor*). Ilustrador: Guido Prieto

El Chingolo tiene una dieta amplia y es un consumidor oportunista mixto, que come una proporción similar de semillas de gramíneas y de dicotiledóneas, mientras que el Pepitero Chico tiene una dieta más restringida, o selectiva, es estrictamente gaminívoro (Marone et al. 1998, 2008). A su vez, el Chingolo es una de las aves con el mayor rango de distribución en el Neotrópico. Abarca desde Chiapas, México (10° N) hasta Tierra del Fuego, Argentina (55°S). Se reproduce en prácticamente todos los hábitats abiertos, desde el nivel del mar a niveles superiores a los 4000 m.s.n.m. (Lougheed et al. 2013). Se encuentra ausente solamente en bosques cerrados y continuos, incluyendo gran parte de la cuenca del Amazonas (Lougheed et al. 2013). Según Blair (1996), se puede clasificar como una especie adaptable a los suburbios, ya que es relativamente común en zonas residenciales y suburbanas, pero rara o ausente en los grandes centros urbanos (Bellocq et al. 2011). Por otro lado, el Pepitero Chico, es una especie típica de la región Chaqueña (Short 1975; Cracraft 1985), habita bosques y arbustales xerófilos y evita zonas pobladas. Es un ave no migratoria (Short 1975) y su distribución conocida incluye el sudeste de Bolivia, oeste de Paraguay, noroeste de Uruguay y, en la Argentina, desde el norte hasta las provincias de Mendoza, San Luis, Córdoba, Santa Fe y Entre Ríos. Tanto el Chingolo como el Pepitero Chico superponen su distribución en la Reserva de Ñacuñán, Mendoza, Argentina, donde forman bandadas mixtas y se alimentan juntos (Marone 1992).

Committee- ha decidido colocar al Pepitero Chico en *Incertae Sedis*, entre las familias Thraupidae y Emberizidae (Remsen 2014). Dichas especies de aves poseen características ecológicas contrastantes en cuanto a sus niveles de generalismo y especialismo.

Ambas especies se alimentan en gran medida de semillas. El

La reserva del Hombre y la Biósfera de Ñacuñán (34° 03' S – 67° 54' O) se ubica en la porción central del desierto del Monte, en la provincia de Mendoza. Dicha zona biogeográfica reúne las características de un bioma xérico de acuerdo a su vegetación, fisonomía y precipitaciones (promedio anual 326 mm). Cubre un extenso territorio de la Argentina que va desde el paralelo 24° hacia el 43° sur. Representa más de 38 millones de hectáreas abarcando la región subandina oeste y las provincias de Salta, Tucumán, Catamarca, La Rioja, San Juan, Mendoza, La Pampa, Neuquén, Río Negro, Buenos Aires y Chubut (Roig-Juñent et al. 2001). La reserva se encuentra libre de pastoreo desde 1971, pero está circundada por campos donde la actividad ganadera es intensa (Gonnet 2001). En esta región las perturbaciones ambientales generadas por los incendios y la ganadería (Ojeda et al. 1998) introducen novedades en los tipos de microhábitats. Esto afecta negativamente la cobertura de gramíneas y altera los tipos de alimentos que pueden encontrarse, especialmente la abundancia y composición de los bancos de semillas (Milesi et al. 2002, Pol et al. 2014). Ambas especies responden a las perturbaciones de distintas maneras, mientras que el Pepitero Chico desaparece o reduce su densidad en sitios alterados por la ganadería o los incendios, el Chingolo tiene mayor capacidad para ocuparlos, llegando incluso a ser más abundante en las áreas degradadas (Gonnet 2001; Milesi et al. 2002).

El objetivo del presente trabajo de investigación es evaluar mediante un experimento en cautividad si la especie más generalista de dieta y hábitat (Chingolo) es menos neofóbica y cauteloso que una especie más especialista (Pepitero Chico). Con este propósito realizamos pruebas de laboratorio (Martin & Fitzgerald 2005), para estimar dos variables indicativas de la cautela dietaria: la disposición a tomar contacto con las nuevas semillas (neofobia), y la voluntad de consumirlas (conservadurismo dietario). Si las diferencias en flexibilidad ecológicas están asociadas con distintos niveles de cautela dietaria se predice: (1) las dos especies de aves demorarán más en tocar o comer los alimentos en las pruebas experimentales bajo las nuevas condiciones; (2) el Chingolo será más rápido que el Pepitero Chico en aproximarse a los alimentos nuevos; (3) el Chingolo será más rápido que el Pepitero Chico en to-

car y en comer los nuevos alimentos; y (4) una vez superada su cautela dietaria, el Chingolo consumirá una masa mayor de nuevos alimentos que el Pepitero Chico.

II. MÉTODOS

1. Captura y mantenimiento de las aves

La captura de las aves con redes de niebla se llevó a cabo en la Reserva de Ñacuñán durante los meses de agosto de 2012 y mayo de 2013. Inmediatamente después de la captura, las aves fueron removidas de las redes de niebla y trasladadas en jaulas al Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas (IADIZA). Al llegar, las aves fueron sometidas a un período de aclimatación al cautiverio, durante el cual comieron y bebieron *ad libitum* por un mínimo de 5 días y un máximo de 10 días. Los individuos fueron alimentados con semillas de mijo (*Panicum miliaceum*).

Una vez finalizados los experimentos, las aves fueron anilladas y liberadas en su lugar de captura. Los experimentos fueron habilitados por permisos de captura y manejo de aves (Resoluciones N° 956, 2010 y N° 486, 2011) extendidos por la Dirección de Recursos Naturales del Gobierno de la provincia de Mendoza.

Las aves fueron alojadas individualmente en jaulas (50 x 40 x 40 cm) que contenían una percha, un alimentador y un bebedero en un laboratorio con temperatura y fotoperiodo controlados (20°C; 10hl:14ho). Las jaulas fueron etiquetadas y visualmente aisladas unas de otras por cortinas plásticas oscuras. Este trabajo cumplió con todos los requerimientos de *Guidelines to the use of wild birds in research* (Fair et al. 2010).

2. Diseño Experimental

Los experimentos estuvieron basados principalmente en los procedimientos desarrollados por Martin & Fitzgerald (2005) y Marples et al. (2007) y se realizaron durante el invierno de 2012 y el otoño de 2013. En total, empleamos 16 aves (8 Chingolos y 8 Pepiteros Chicos).

Las aves fueron mantenidas en jaulas individuales y visualmente aisladas unas de otras durante el transcurso del experimento. Esto se realizó a fin de evitar, como ocurre en otros taxa, que aumente el consumo de alimento nuevo al observar congéneres alimentándose (Visalberghi & Addessi 2000).

Para igualar los efectos del ayuno en las dos especies, se basó el tiempo de privación de alimento en el tamaño corporal. Una especie más grande puede resistir más tiempo sin alimento que una especie más pequeña (Webster & Lefebvre 2001). Por ello, el Chingolo y el Pepitero Chico fueron sometidas a ayuno durante 14 y 16 h, respectivamente. Para romper la posible correlación entre tamaño y morfología del pico y el tipo de semilla, se ofrecieron 4 tipos de semillas diferentes (ver abajo). Así, la probabilidad de que una especie de ave tenga un pico más apropiado que la otra para manipular ciertas semillas, se reduce

Experimentalmente, la cautela dietaria podría inferirse en pruebas de elección entre el alimento familiar y el alimento nuevo. Sin embargo, esa preferencia puede que no refleje una reacción aversiva o cualquier otra respuesta emocional hacia el alimento nuevo (Greenberg 2003). Entonces, la evaluación de la respuesta del ave frente a la presentación de una nueva semilla, sin la posibilidad de elegir algo familiar, es más probable que sirva para elucidar la respuesta emocional frente al alimento nuevo. Por ello, a la mañana siguiente (0900 h) de la privación nocturna de alimento, se le dio a cada ave un solo tipo de semilla. Se les entregó una masa igual (20 g), ya sea del alimento usual en cautividad (mijo $4,52 \pm 0,1$ mg) o del alimento nuevo.

Los alimentos nuevos fueron las semillas de: (1) avena (*Avena sativa*, media $24,84 \pm 1,18$ mg), (2) lino (*Linum usitatissimum* $6,96 \pm 0,12$ mg), (3) quinoa (*Chenopodium quinoa* $3,72 \pm 0,29$ mg) y (4) chia (*Salvia hispanica* $1,36 \pm 0,06$ mg). Se eligieron esas cuatro semillas para maximizar la diversidad de tamaño, forma, textura, color y sabor (Martin & Fitzgerald 2005), en relación con las semillas de mijo (Greenberg & Mettke-Hofmann 2001), mientras que a su vez aseguramos su disponibilidad comercial. En los ensayos se consideró que los cuatro tipos de semillas eran diferentes instancias del mismo tipo de tratamiento, es decir, “semillas nuevas”. Por ello, se calculó un único promedio para el control y para el tratamiento de ambas especies de aves.

A fin de mejorar el realismo de los experimentos, los alimentadores en los cuales se entregaron las semillas fueron diseñados para que las aves comieran desde el suelo (Ilustración 3). Estos alimentadores (40 x 5 x 2 cm) fueron idénticos y se dispusieron de tal modo que sus contenidos pudieran ser vis-

tos desde cualquier posición dentro de la jaula. Para mejorar la recolección del alimento sobrante se ubicaron, debajo de las jaulas, bandejas rectangulares que contuvieron las semillas caídas del alimentador como consecuencia del comportamiento de alimentación de las aves.

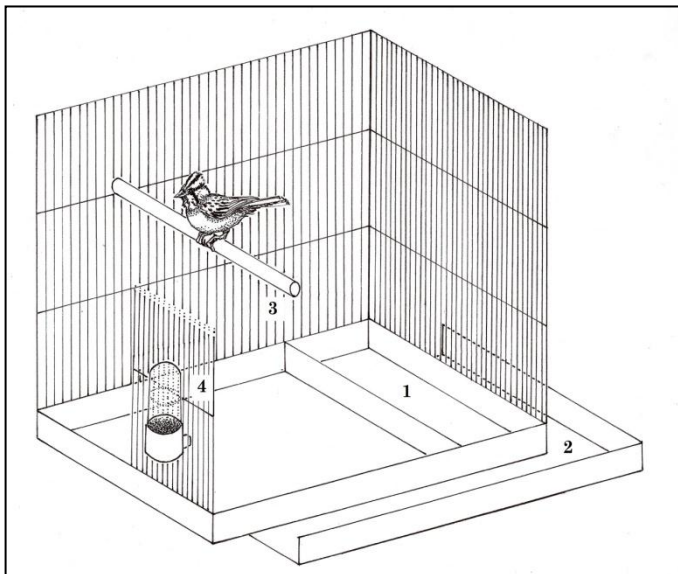


Ilustración 3. Esquema de la jaula experimental. 1, alimentador; 2, bandeja; 3, percha y 4, bebedero. Ilustrador: Guido Prieto.

Inmediatamente después de la habilitación de los alimentadores, el experimentador se posicionaba a 3 m de distancia de la jaula, detrás de una cortina perforada con un pequeño orificio, para monitorear y filmar el comportamiento de las aves. La filmadora se situaba en posición fija a 1,5 m de distancia. Los videos fueron analizados para asegurar la precisión de las variables registradas.

Se analizó la predisposición intrínseca de cada especie para consumir alimentos nuevos. En efecto, se compararon las demoras o latencias para aproximarse, tomar contacto y comer el alimento nuevo con las latencias de las mismas aves frente al alimento conocido. Para cada animal se registró:

Se analizó la predisposición intrínseca de cada especie para consumir alimentos nuevos. En efecto, se compararon las demoras o latencias para aproximarse, tomar contacto y comer el alimento nuevo con las latencias de las mismas aves frente al alimento conocido. Para cada animal se registró:

1) Latencia para aproximarse al alimento (ingreso dentro de la zona del alimentador a una distancia ≤ 10 cm de éste).

2) Latencia para tocar el alimento (neofobia, primer picotazo)

3) Latencia para comer alimento (cautela dietaria picoteo activo (Martin & Fitzgerald, 2005) cuando el ave daba como mínimo 5 picotazos seguidos) y, por último

4) el grado de conservadurismo dietario (CD), que se estimó a partir de la substracción de los valores de cautela dietaria (DW) y neofobia (N) ($CD = DW - N$) de cada ave.

Después de 2 h de observación continua el experimento finalizaba y se removían las semillas del alimentador. Si al final de este período las aves no

se aproximaron o no consumieron alimento, se les asignó un puntaje máximo de latencia de 7201 s. La masa consumida se estimaba por la diferencia entre masa inicial y final, con 0,01 g de precisión. También se calculó el número de semillas consumidas.

Después de cada experimento, se proveía a cada ave de su comida habitual para que se alimentara durante el resto del día. Este alimento se removía únicamente para dar comienzo al próximo período de ayuno. Al día siguiente se realizaba un segundo examen, idéntico al primero, excepto por el tipo de alimento suministrado a las aves. El orden de los tratamientos fue asignado al azar al comienzo de los experimentos y se alternaron con las pruebas control.

Cada ave fue evaluada 8 veces, cada una de ellas fue sometida a cuatro tratamientos, cada cual con una semilla nueva distinta, y luego a cuatro controles con el alimento usual. Para remover posibles efectos de la variación individual se usó a cada individuo como su propio control (Martin & Bateson 1993). Se hizo un experimento por día, acumulando, en total, ocho días de experimentación para cada individuo. Para obtener los datos, las medidas de latencias y de consumo fueron promediadas para conseguir un sólo dato correspondiente al control y otro al tratamiento por ave y por prueba.

Finalmente, se realizaron comparaciones dentro y entre especies. Se consideró que una especie era cautelosa si su nivel de latencia era significativamente más alto en el tratamiento respecto a su propio control. Además, se consideró que una especie era más cautelosa que otra si su nivel de latencia era más alto, tanto en condiciones controles, como en condiciones tratamiento. Se usaron cálculos similares para inferir condiciones de voracidad a partir del nivel de consumo.

3. Análisis Estadísticos

En los experimentos se usaron análisis de medidas repetidas de cada individuo (Martin & Bateson 1993). Se evaluó si los datos se ajustaban a los supuestos de normalidad y homocedasticidad, usando las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y de Levene. Cuando fue necesario, los datos crudos fue-

ron transformados logarítmicamente para permitir los análisis estadísticos. Para estimar los niveles de latencia y de consumo de cada especie de ave, en los experimentos control y tratamiento, y luego comparar dentro y entre cada especie, se utilizó ANOVA factorial con pruebas *post hoc* de Bonferroni. En todas las pruebas se usó como factores fijos la especie de ave y el tipo de experimento (semillas usuales o nuevas). En cada prueba, la variable dependiente usada fue: para la aproximación, la latencia a aproximarse al alimento usual y al nuevo; para la neofobia, la latencia a tocar el alimento usual y nuevo; para la cautela de dieta, la latencia a comer semillas usuales y nuevas; y para el consumo, masa consumida de semillas usuales y nuevas.

Todos los análisis se realizaron con el software STATISTICA (v7.0, 2004) y GraphPad Prism 5. Todas las variables analizadas estadísticamente se reportaron como el promedio \pm error estándar (*EE*).

III. RESULTADOS

Tanto los Chingolos ($n = 8$) como los Pepiteros Chicos ($n = 8$) mostraron los dos componentes de la cautela de dieta: neofobia y conservadurismo dietario (Tabla 1). En los experimentos control todos los individuos superaron la neofobia (picaron el alimento). En los experimentos tratamientos todos los Chingolos vencieron la neofobia a las cuatro especies de semillas ofrecidas, pero en uno de ellos, un Pepitero Chico no la superó. Usualmente las aves superaron el conservadurismo dietario (dieron ≥ 5 picotazos en serie). Sin embargo, tres Chingolos no comieron cuatro de las semillas nuevas ofrecidas y el mismo Pepitero Chico que no había superado la neofobia en una de las pruebas, tampoco comió dos de las semillas nuevas.

Los resultados obtenidos indican que la interacción entre el tipo de ave y el tipo de la prueba fue significativa en la variable latencia para aproximarse ($F_{1,14} = 5,973$; $P = 0,028$). El Chingolo reaccionó intensamente frente al nuevo alimento, demorando en aproximarse significativamente más que el Pepitero Chico (prueba *post hoc* Bonferroni, $P = 0,002$) (Figura 1 A).

El análisis de los resultados de las pruebas de neofobia señalan que las latencias de contacto fueron afectadas por el tipo de alimento ($F_{1,14} = 16,951$; $P = 0,001$), pero no por la especie de ave ($F_{1,14} = 2,610$; $P = 0,128$). La interacción no resultó significativa ($F_{1,14} = 2,718$; $P = 0,121$). Las pruebas *post hoc* de Bonferroni mostraron que las latencias a tocar el alimento nuevo fueron mayores en el Chingolo comparadas a su prueba control ($P = 0,006$) y al tratamiento del Pepitero Chico ($P = 0,013$). Para Pepitero Chico las latencias de contacto fueron iguales entre control y tratamiento ($P = 0,616$) (Figura 1 B).

Los resultados de cautela dietaria, revelan que las pruebas provocaron en las aves una respuesta a la novedad. La latencia a comer fue afectada por el factor alimento ($F_{1,14} = 23,369$; $P < 0,001$), pero no por el factor especie ($F_{1,14} = 2,453$; $P = 0,139$). La interacción fue cercana a la significación ($F_{1,14} = 3,369$; $P = 0,069$) y las pruebas *post hoc* de Bonferroni, revelan que las latencias para comer alimento nuevo fueron mayores en el Chingolo comparada a su prueba control ($P = 0,001$) y al tratamiento del Pepitero Chico ($P = 0,025$).

Para el Pepitero Chico, las latencias de consumo fueron iguales entre el control y el tratamiento ($P = 0,373$) (Figura 1 C).

Las dos especies de aves comieron cantidades detectables de semillas nuevas, pero consumieron significativamente más semillas control que de semillas nuevas: Chingolo 113 ± 59 semillas nuevas contra 374 ± 18 semillas control, $n = 8$; Pepitero Chico 113 ± 70 semillas nuevas contra 415 ± 27 semillas control, $n = 8$; $F_{1,14} = 131,57$; $P < 0,001$). La masa total de semillas consumidas no fue diferente entre las especies ($F_{1,14} = 0,510$; $P = 0,480$), y no se detectó interacción entre los factores ($F_{1,14} = 0,560$; $P = 0,460$) (Figura 2).

IV. FIGURAS Y TABLAS

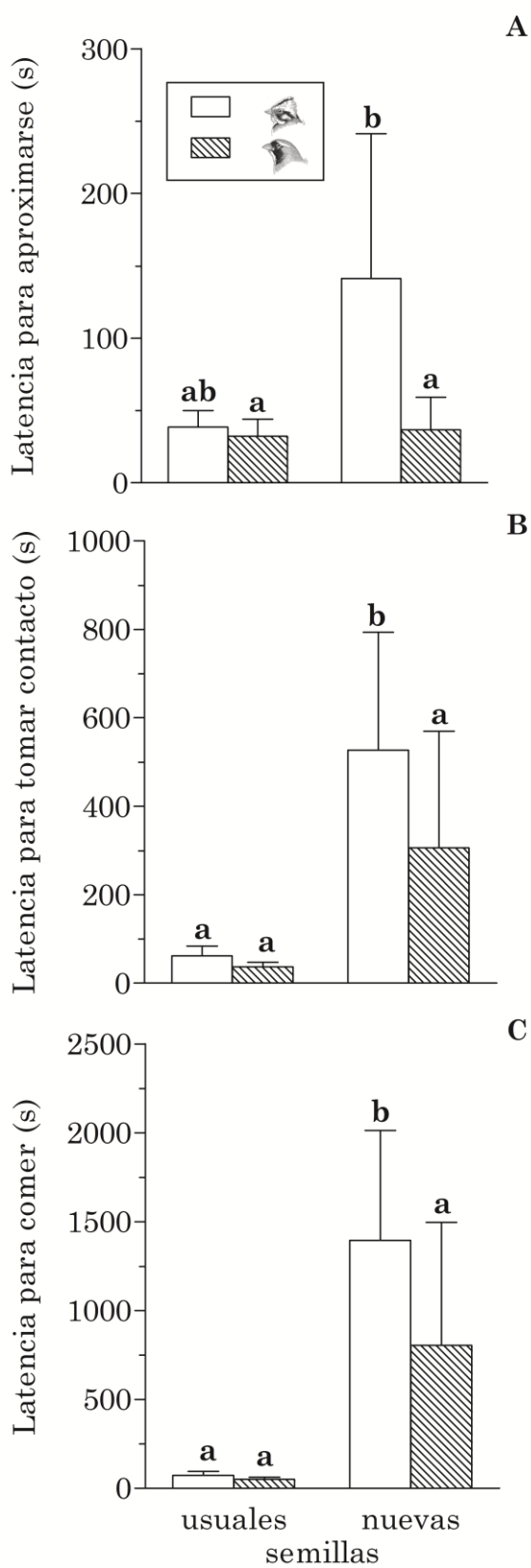


Figura 1. Cautela Dietaria. Latencia (media \pm EE) a aproximarse (A), a tocar (B) y a comer (C) semillas usuales y nuevas por Chingolo (barras blancas) y Pepitero Chico (barras rayadas). Las barras que comparten la misma letra no son significativamente diferentes (Test de Bonferroni, $P < 0,05$).

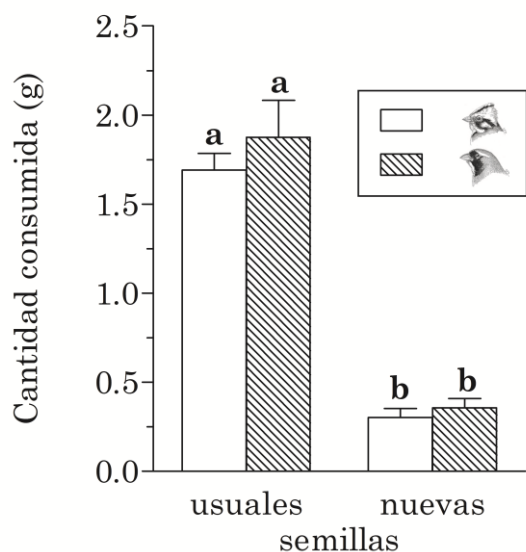


Figura 2. Incorporación efectiva de alimento nuevo a la dieta (voracidad). Consumo (media \pm EE) de semillas usuales y nuevas por Chingolo (barras blancas) y Pepitero Chico (barras rayadas). Las barras que comparten la misma letra no son significativamente diferentes (Test de Bonferroni, $P < 0,05$).

Tabla 1. Duración en segundos (s) de la neofobia (N), el conservadurismo dietario (CD) y la cautela de dieta (DW) mostrada por *Zonotrichia capensis* (n = 8) y *Saltatricula multicolor* (n = 8) enfrentados a semillas usuales (SU) y nuevas (SN). Los valores son medias con *EE* en paréntesis.

	CHINGOLO (<i>Z. capensis</i>)	PEPITERO CHICO (<i>S. multicolor</i>)
SEMILLAS USUALES		
N (s)	61,8 (22,2)	36,5 (11,3)
CD (s)	11,1 (1,6)	14,2 (1,99)
DW (s)	72,9 (22,4)	50,6 (11,4)
SEMILLAS NUEVAS		
N (s)	527,6 (266,1)	306,1 (263,8)
CD (s)	868,1 (385,8)	497,2 (430,6)
DW (s)	1395,7 (617,3)	803,3 (694,3)

V. DISCUSIÓN

El presente estudio evalúa el nivel de cautela dietaria de dos aves granívoras del Monte Central con niveles contrastantes de especialización. Además, es el primero que, hasta donde se sabe, evalúa la cautela de dieta en aves salvajes a través de pruebas de laboratorio con semillas a las cuales no fueron expuestas previamente. Los resultados obtenidos fueron contrarios a las cuatro predicciones propuestas. Sólo el Chingolo reaccionó con cautela, mostrando mayores latencias en aproximarse, tomar contacto y en consumir semillas nuevas, con respecto a su alimento usual. Las comparaciones entre especies no apoyaron la Hipótesis del Umbral de la Neofobia. El Chingolo mostró mayores latencias que el Pepitero Chico en todas las pruebas. Además, una vez superada la cautela de dieta, el Chingolo no consumió mayor cantidad de alimento nuevo que el Pepitero Chico.

Altos niveles de neofobia basal podrían haberse desarrollado evolutivamente en aves adultas como protección contra el peligro potencial de nuevas amenazas mientras las aves se alimentan (Greenberg 2003). Sin embargo, altos niveles de neofobia también podrían restringir la exploración de los nuevos microhábitats que se presentan en un entorno cambiante (Mettke-Hofmann et al. 2013). En condiciones de campo, la respuesta negativa del Chingolo a la urbanización (Bellocq et al. 2011) podría explicarse por su evasión basal a la novedad aunque, con respecto a otros passeriformes, sus niveles de exploración de suburbios y áreas cultivadas son mayores (Fillooy & Bellocq 2007). En los experimentos, el Chingolo fue capaz de comer varias semillas nuevas cuando las semillas conocidas estaban ausentes. Esto indica que sólo logró superar la fase 2 (es decir, la evaluación y aceptación ocasional de un nuevo alimento, sólo si la comida familiar se encuentra ausente) de las cuatro etapas de aceptación propuesto por Marples & Kelly (1999). En resumen, la cautela de dieta y la flexibilidad ecológica no parecen estar directamente relacionadas, al menos, en estas especies de aves.

Trabajos previos sugieren que hay evidencia tanto a favor como en contra de la Hipótesis del Umbral de la Neofobia, tanto en experimentos con objetos como con alimentos nuevos. En efecto, Greenberg (1984, 1989, 1990ab, 1992)

mostró que arañeros (*Dendroica castanea*) y gorriones (*Melospiza melodia*) se alimentan más rápidamente en presencia de objetos nuevos que las especies especialistas del mismo género *D. pensylvanica* y *M. georgiana*. A su vez, Webster y Lefebvre (2000) obtuvieron los mismos resultados con dos especies de aves oportunistas. Ellos encontraron que *Loxigilla noctis*, un nectarívoro con dieta generalista, mostró menos aversión a alimentarse frente a objetos nuevos que *Coereba flaveola* un nectarívoro especialista. De acuerdo con estos antecedentes, las diferencias en la indecisión para acercarse a nuevos microhábitats sí podrían explicar la variación en la especialización de forrajeo.

Al igual que este, otros trabajos tampoco hallaron la esperada relación que la Hipótesis del Umbral de la Neofobia sugiere. Martín Albarracín (2011) examinó plasticidad de comportamiento, entre el Chingolo y el Pepitero Chico. Realizó pruebas de laboratorio, donde midió la neofobia frente al cambio en el microhábitat de alimentación. No encontró diferencias entre las aves en las medidas de latencia para comer el alimento usual con objetos nuevos cercanos al alimentador, concluyendo que ambas especies responden con igual grado de neofobia a la novedad. En los resultados obtenidos en este trabajo, se halló que el Chingolo tuvo una fuerte reacción ante el alimento nuevo, demorándose más tiempo en aproximarse, tocarlo y consumirlo que el Pepitero Chico. Asimismo, Echeverría et al. (2006) en experimentos realizados en el campo, donde evaluaron las diferencias en la alimentación entre varias especies de aves en presencia de objetos nuevos, encontraron que el Chingolo mostró reacciones a la novedad similares a las del Verdón (*Embernagra platenensis*), un ave especialista.

A su vez, las especies generalistas de los géneros *Melospiza* (Greenberg 1992) y *Anas* (citado en Greenberg 2003) son más neofóbicas que sus contrapartes especialistas del mismo género. Además, otros ejemplos de especies generalistas con altos niveles de neofobia son el Cuervo (*Corvus corax*, Heinrich et al. 1995), el Gorrión Común (*Passer domesticus*, Echeverría et al. 2006), y el Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*, Echeverría et al. 2006). Los antecedentes previamente citados se correlacionan con el desempeño del Chingolo en nuestros experimentos, si tenemos en cuenta que esta

especie habita cerca de zonas pobladas. Por tal motivo, su alto grado de cautela podría interpretarse en términos de la Hipótesis del Nicho Peligroso (HNP, Barnett 1958). Según esta hipótesis los individuos que viven en hábitats peligrosos o que consumen alimentos potencialmente tóxicos, deben tener altos niveles de neofobia para protegerse de las amenazas que trae consigo la exploración de la novedad. Así, la Hipótesis del Nicho Peligroso explica por qué algunos forrajeadores oportunistas, que muestran altos niveles de neofobia (Mettke-Hofmann et al. 2013), son tan difíciles de atrapar o envenenar. A su vez, estas especies que por lo visto son muy adaptables, exploran nuevas posibilidades, pero lo hacen con extremo cuidado. De hecho, las únicas aves que han mostrado evasión de corto plazo son los pollos (*Gallus gallus domesticus*) (Marples & Kelly 1999), mientras que otras especies de aves salvajes son sorprendentemente conservativas en sus dietas. Éstas pueden rechazar presas de aspecto novedoso, pero comestibles, durante meses (Marples et al. 1998).

El conservadurismo dietario, es decir el segundo componente de la cautela, fue evaluado a través de la media de los consumidores, desde una perspectiva poblacional. Si ahora, en lugar de analizar el desempeño de la población, se tiene en cuenta la proporción de individuos con esta característica que conforman esa población (Lee et al. 2010), se concluye que el comportamiento individual de las aves también estuvo muy lejos de las predicciones de la Hipótesis del Umbral de la Neofobia. La proporción de individuos conservadores fue más alta en el Chingolo (37%) que en el Pepitero Chico (12%), por lo que la mayoría de los Pepiteros Chicos se comportaron como consumidores aventureros (Richards et al. 2011, McMahon et al. 2014). Por otro lado, casi todos los individuos de ambas especies tocaron el alimento en ambas clases de experimentos, mostrando que el comportamiento neofóbico a nivel individual tampoco apoya las expectativas de la Hipótesis del Umbral de la Neofobia. En este estudio, la variabilidad individual en el desempeño de las aves pudo haber sido causada por diferentes personalidades o síndromes comportamentales y además, por numerosos factores, ya que no fue posible precisar ni la edad, ni el sexo ni el rango social.

Las evidencias sugieren que las diferencias en la flexibilidad ecológica entre el Chingolo y el Pepitero Chico no podrían explicarse a través de las diferencias de neofobia (Martín-Albarración 20011) y cautela dietaria (este estudio). Para una mejor comprensión de los factores etológicos que afectan la flexibilidad ecológica sería necesaria la evaluación de mecanismos alternativos que podrían haber moldeado la flexibilidad ecológica a lo largo de la historia evolutiva de estas especies. Algunas propiedades nutricionales y anti-nutricionales de las semillas podrían estar vinculadas con estos mecanismos. Ríos et al. (2012a), analizaron los principales nutrientes y compuestos secundarios de las semillas consumidas por las aves granívoras del Monte. Realizaron pruebas de cafetería para identificar qué factores nutricionales pueden afectar la composición de sus dietas. Concluyeron que el Pepitero Chico prefiere semillas ricas en almidón y evita aquellas que poseen fenoles y alcaloides. El Chingolo, en cambio, no se alimenta en función del contenido de almidón, sólo reduce la ingesta de alimentos cuando se enfrenta a algunos de los fenoles y alcaloides estudiados. Ríos et al. (2012b), a su vez, estimaron la tolerancia a los fenoles del Chingolo y el Pepitero Chico. Midió la ingesta de alimento, sometiendo a las aves a regímenes dietarios con diferente concentración de ácido tánico. El Chingolo tuvo un mejor desempeño en los experimentos de tolerancia: mantuvo su nivel de masa corporal estable, pudo soportar una dieta con alta concentración de taninos y fue capaz de eliminar más ácido glucurónico que el Pepitero Chico. Esta versatilidad fisiológica se encuentra ausente en el Pepitero Chico. La baja flexibilidad ecológica de este último podría ser, en parte, una consecuencia de su capacidad limitada para detoxificar los compuestos secundarios presentes en las semillas.

Algunos mecanismos comportamentales también podrían explicar las diferencias en la flexibilidad de forrajeo entre el Chingolo y el Pepitero Chico. Cueto et al. (2013) evaluaron experimentalmente si ambas especies son capaces de detectar y consumir semillas enterradas en el suelo u ocultas entre la hojarasca. El Chingolo, que escarba la tierra con sus patas, consumió mayor cantidad de semillas enterradas que el Pepitero Chico. Justamente, las dicotiledóneas *Chenopodium papulosum* y *Glandularia mendocina*, que con-

forman el mayor porcentaje de dicotiledóneas del contenido estomacal del Chingolo (Marone et al. 2008), son abundantes debajo de los 2 cm de profundidad en el suelo (Marone et al. 1998). A su vez, si bien ambas especies de aves se alimentaron de cada sustrato ofrecido, la capacidad para consumir semillas decayó cuando las semillas se mezclaron con la hojarasca de *Prosopis flexuosa* y *Larrea divaricata*. Sin embargo, la reducción fue menos notable para el Chingolo. Esta herramienta conductual, también podría explicar la amplitud de dieta de este último.

En resumen, estos resultados muestran que la mayor flexibilidad ecológica del Chingolo con respecto a la del Pepitero Chico no puede ser explicada por la Hipótesis del Umbral de la Neofobia. Para una mejor comprensión de las variables que afectan la flexibilidad ecológica sería necesario evaluar a futuro otros mecanismos que permitan explicar cuáles son los factores que moldean la ecología de las aves granívoras del desierto del Monte.

VI. AGRADECIMIENTOS

Quiero dar las gracias a numerosas personas e instituciones:

A la Universidad Nacional de Cuyo, por una educación completamente gratuita y de excelencia.

A Sergio Camín, Luis Marone y todo el equipo del ECODES por la financiación del proyecto de investigación (Proyectos: PICT Redes 284/3 (Luis Marone) y el PICT 2176 (Javier Lopez de Casenave), salidas de campo y formación.

A Guido Prieto, por sus ilustraciones y sugerencias.

A los profesores de la FCEN, por la eximia formación brindada.

Al personal administrativo del FCEN, por la buena disposición que siempre tienen conmigo.

Al programa Inter U, SAPOE y el Centro Interuniversitario Nacional, por las becas otorgadas.

A mis compañeros y amigos de cursada: Ivonne, Paula, Cecilia D., Mariana, Cecilia E., Daniela, Victoria, Marina, Angelina, Paola y Julio.

A mi familia.

A mi compañero de vida, Raúl.

VII. REFERENCIAS

- BARNETT, S. A. (1958). Experiments on neophobia in wild and laboratory rats. *British Journal of Psychology*, 49(3), 195–201.
- BELLOCQ, M. I., FILLOY, J., ZURITA, G. A., & APELLANIZ, M. F. (2011). Responses in the abundance of generalist birds to environmental gradients: the rufous-collared sparrow (*Zonotrichia capensis*) in the Southern Neotropics. *Ecoscience*, 18(4), 354–362.
- BLAIR, R. B. (1996). Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications*, 6(2), 506–519.
- BRIGHAM, A. J. & SIBLY, R. M. (1999). A review of the phenomenon of neophobia.. In *Advances in Vertebrate Pest Management* (Cowan, P. D. & Feare, C. J. Editors). Filander, Verlag, Furth, Germany.
- CRACRAFT, J. (1985). Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *The American Ornithologists' Union*, 36, 49–84.
- CUETO, V., MARONE, L., LOPEZ DE CASENAVE, J., & BOLLINGER, E. (2006). Seed preferences in sparrow species of the Monte desert, Argentina: implications for seed-granivore interactions. *The Auk*, 123(2), 358–367.
- CUETO, V. R., MILESI, F. A., & MARONE, L. (2013). Litter and seed burying alter food availability and foraging efficiency of granivorous birds in the Monte desert. *Journal of Avian Biology*, 44(4), 339–346.
- ECHEVERRÍA, A. I., & VASSALLO, A. I. (2008). Novelty responses in a bird assemblage inhabiting an urban area. *Ethology*, 114(6), 616–624.
- ECHEVERRÍA, A. I., VASSALLO, A. I., & ISACCH, J. P. (2006). Experimental analysis of novelty responses in a bird assemblage inhabiting a suburban marsh. *Canadian Journal of Zoology*, 84(7), 974–980.
- FAIR, J. M., PAUL, E., JONES, J., EDITORS, A., DAVIE, C., & KAISER, G. (2010). *Guidelines to the use of wild birds in research*. The Ornithological Council. Washington, D.C.:Ornithological Council.
- FILLOY, J., & BELLOCQ, M. I. (2007). Patterns of bird abundance along the agricultural gradient of the Pampean region. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 120(2-4), 291–298.
- GONNET, J. M. (2001). Influence of cattle grazing on population density and species richness of granivorous birds (Emberizidae) in the arid plain of the Monte, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 48(4), 569–579.
- GREENBERG, R. (1983). The role of neophobia in determining the degree of foraging specialization in some migrant warblers. *The American Naturalist*, 122(4), 444–453.

- GREENBERG, R. (1984). Neophobia in the foraging-site selection of a neotropical migrant bird: An experimental study. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 81(12), 3778–80.
- GREENBERG, R. (1989). Neophobia, aversion to open space, and ecological plasticity in song and swamp sparrows. *Canadian Journal of Zoology*, 67, 1194–1199.
- GREENBERG, R. (1990a). Ecological plasticity, neophobia, and resource use in birds. *Studies in Avian Biology*, 13, 13:431–437.
- GREENBERG, R. (1990b). Feeding neophobia and ecological plasticity: a test of the hypothesis with captive sparrows. *Animal Behaviour*, 39, 375–379.
- GREENBERG, R. (1992). Differences in neophobia between naive song and swamp sparrows. *Ethology*, 91(1), 17–24.
- GREENBERG, R. (2003). The role of neophobia and neophilia in the development of innovative behaviour of birds. In *Animal Innovation* (pp. 175–196).
- GREENBERG, R., & METTKE-HOFMANN, C. (2001). Ecological aspects of neophobia and neophilia in birds. In V. Nolan & C. F. Thompson (Eds.), *Current Ornithology* (Kluwer Aca., pp. 119–169). *Plenum Publishers*, New York.
- HEINRICH, B., MARZLUFF, J., & ADAMS, W. (1995). Fear and food recognition in naive common ravens. *The Auk*, 112(2), 499–503.
- HERBORN, K. A., HEIDINGER, B. J., ALEXANDER, L., & ARNOLD, K. E. (2014). Personality predicts behavioral flexibility in a fluctuating, natural environment. *Behavioral Ecology*, 00, 1–6.
- KLOPFER, P. H. (1967). Behavioral stereotypy in birds. *Wilson Ornithological Society*, 79(3), 290–300.
- LEE, T.J., MARPLES, N. M. & SPEED, M. (2010). Can dietary conservatism explain the primary evolution of aposematism? *Animal Behaviour*, 79, 63-74.
- LOPEZ DE CASENAVE, J., CUETO, V. R., & MARONE, L. (2008). Seasonal dynamics of guild structure in a bird assemblage of the central Monte desert. *Basic and Applied Ecology*, 9(1), 78–90.
- LOUGHEED, S. C., CAMPAGNA, L., DÁVILA, J. A., TUBARO, P. L., LIJTMAER, D. A., & HANDFORD, P. (2013). Continental phylogeography of an ecologically and morphologically diverse Neotropical songbird, *Zonotrichia capensis*. *BMC Evolutionary Biology*, 13, 58.
- MARONE, L. (1992). Seasonal and year-to-year fluctuations of bird populations and guilds in the Monte Desert, Argentina. *Journal of Field Ornithology*, 63(3), 294–308.
- MARONE, L., ROSSI, B. E., & LOPEZ DE CASENAVE, J. (1998). Granivore impact on soil-seed reserves in the central Monte desert, Argentina. *Functional Ecology*, 12(4), 640–645.

- MARONE, L., LOPEZ DE CASENAVE, J., MILESI, F. A., & CUETO, V. R. (2008). Can seed-eating birds exert top-down effects on grasses of the Monte desert? *Oikos*, 117, 611–619.
- MARPLES, N. M., BRAKEFIELD, P. M. (1995). Genetic variation for the rate of recruitment of novel insect prey into the diet of a bird. *Biological Journal of Linnean Society*, 55, 17–27.
- MARPLES, N. M., & KELLY, D. J. (1999). Neophobia and dietary conservatism: two distinct processes? *Evolutionary Ecology*, 13, 641–653.
- MARPLES, N. M., KELLY, D. J. & THOMAS, R. J. (2005). Perspective: the evolution of warning coloration is not paradoxical. *Evolution*, 59, 933–940.
- MARPLES, N. M., QUINLAN, M., THOMAS, R. J., & KELLY, D. J. (2007). Deactivation of dietary wariness through experience of novel food. *Behavioral Ecology*, 18(5), 803–810.
- MARPLES, N. M., ROPER, T. J., HARPER, D. G. C., & ROPER, J. (1998). Responses of wild birds to novel prey: evidence of dietary conservatism. *Oikos*, 83, 161–165.
- MARTÍN ALBARRACÍN, V. (2011). ¿Explica la neofobia el comportamiento estereotipado? Un análisis de la selección de microhábitats de alimentación. Tesis de Grado. Instituto de Ciencias Básicas, Universidad Nacional de Cuyo.
- MARTIN, P & BATESON, P.P.G. 1993. Measuring behaviour: An Introductory Guide. Cambridge University Press, Cambridge.
- MARTIN, L., & FITZGERALD, L. (2005). A taste for novelty in invading house sparrows, *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology*, 16(4), 702–707.
- METTKE-HOFMANN, C., WINKLER, H., HAMEL, P. B., & GREENBERG, R. (2013). Migratory New World blackbirds (Icterids) are more neophobic than closely related resident Icterids. *PloS One*, 8(2), e57565.
- MILESI, F. A., MARONE, L., LOPEZ DE CASENAVE, J., CUETO, V. E., & MEZQUIDA, E. T. (2002). Gremios de manejo como indicadores de las condiciones del ambiente: un estudio de caso con aves y perturbaciones del hábitat en el Monte central, Argentina. *Ecología Austral*, 12, 149–161.
- OJEDA, R. A., CAMPOS, C. M., GONNET, J. M., BORGHI, C. E., & ROIG, V. G. (1998). The MaB Reserve of Ñacuñan, Argentina: its role in understanding the Monte Desert biome. *Journal of Arid Environments*, 39, 299–313.
- POL, R. G., SAGARIO, M. C., & MARONE, L. (2014). Grazing impact on desert plants and soil seed banks: implication for seed-eating animals. *Acta Oecologica*, 55, 58-65.
- REMSEN, J. V. (2014). Web:
www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline10.htm (26/10/2014)

- RICHARDS, E. L., THOMAS, R. J., MARPLES, N. M., SNELLGROVE, D. L., & CABLE, J. (2011). The expression of dietary conservatism in solitary and shoaling 3-spined stickle-backs *Gasterosteus aculeatus*. *Behavioral Ecology*, 22, 738–744.
- RÍOS, J. M., MANGIONE, A., & MARONE, L. (2012a). Effects of nutritional and anti-nutritional properties of seeds on the feeding ecology of seed-eating birds of the Monte Desert, Argentina. *The Condor*, 114(1), 44–55.
- RÍOS, J. M., MANGIONE, A. M., & MARONE, L. (2012b). Tolerance to dietary phenolics and diet breadth in three seed-eating birds: implications for gram-inivory. *Journal of Experimental Zoology. Part A, Ecological Genetics and Physiology*, 317(7), 425–33.
- ROIG-JUÑENT, S., FLORES, G., CLAVER, S., DEBANDI, G., & MARVALDI, A. (2001). Monte Desert (Argentina): insect biodiversity and natural areas. *Journal of Arid Environments*, 47(1), 77–94.
- SHORT, L. L. (1975). A zoogeographic analysis of the South American Chaco avifauna. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 154(3), 163.
- TUOMAINEN, U., & CANDOLIN, U. (2011). Behavioural responses to human-induced environmental change. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 86(3), 640–57.
- VISALBERGHI, E., & ADDESSI, E. (2000). Seeing group members eating a familiar food enhances the acceptance of novel foods in capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 60(1), 69–76.
- WEBSTER, S. J., & LEFEBVRE, L. (2000). Neophobia by the lesser-antillean bullfinch, a foraging generalist, and the bananaquit, a nectar specialist. *The Wilson Bulletin*, 112(3), 424–427.
- WEBSTER, S. J., & LEFEBVRE, L. (2001). Problem solving and neophobia in a columbiform-passeriform assemblage in Barbados. *Animal Behaviour*, 62(1), 23–32.