

Respuesta disuasiva del granívoro *Zonotrichia capensis* (Paseriformes: Emberizidae) frente a fenoles comunes en las semillas

JUAN MANUEL RÍOS[✉] & ANTONIO M MANGIONE

Laboratorio de Ecología Nutricional, IMIBIO (Instituto Multidisciplinario de Investigación en Biología), CCT-CONICET, San Luis. Área de Ecología, Dept. de Bioquímica y Ciencias Biológicas. Univ. Nacional de San Luis, Argentina. Grupo de Investigación de Ecología del Desierto (Ecodes) Instituto Argentino de Investigación en Zonas Áridas (IADIZA), CCT-CONICET, Mendoza, Argentina.

RESUMEN. Ciertas semillas contienen compuestos aleloquímicos que pueden actuar como disuasivos en contra del ataque de granívoros. En general, las aves poseen la capacidad de reconocer tales compuestos y al evadir su consumo pueden evitar sus efectos adversos o tóxicos. La dieta del chingolo (*Zonotrichia capensis*) en el desierto del Monte de Argentina indica que es una especie con una gran amplitud trófica y que a menudo ingiere semillas que poseen compuestos secundarios fenólicos. El objetivo de este estudio fue evaluar la respuesta alimentaria de *Z. capensis* frente a diferentes tipos de compuestos fenólicos individuales que son comunes en las semillas. Realizamos experimentos de cafetería en el laboratorio y evaluamos dos clases diferentes de compuestos de semillas: fenoles complejos (de alto peso molecular, como el ácido tánico y el tanino condensado) y fenoles simples (de bajo peso molecular, como el ácido cafeico, el ácido ferúlico y el ácido cinámico). En los experimentos ofrecimos simultáneamente semillas comerciales de moha (*Setaria italica*) tratadas tópicamente con solución control y con una solución al 1% de cada compuesto arriba mencionado. Para aquellos compuestos en los cuales hubo disuasión, repetimos el experimento pero usamos semillas tratadas con una solución al 0.5% de dichos compuestos. El chingolo consumió menos de las semillas tratadas con dos concentraciones de ácido tánico, ácido cinámico y ácido cafeico que de las semillas control y el consumo de las semillas tratadas con tanino condensado y ácido ferúlico fue igual que el de las semillas control. La disuasión observada sugiere que el chingolo evita los compuestos fenólicos tanto simples como complejos.

[Palabras clave: fenoles complejos, taninos, fenoles simples, fenilpropanoides, aves granívoras, chingolo, disuasión]

ABSTRACT. **Deterrence response in a seed-eating sparrow *Zonotrichia capensis* (Passerine: Emberizidae) against seed common phenols:** Some seeds contain allelochemical compounds that exert a deterrent effect against seed-eating animals. Birds have the ability to recognize such compounds and can avoid their intake, thus preventing adverse or toxic effects. The diet of Rufous-collared Sparrow (*Zonotrichia capensis*) in the Monte desert of Argentina indicates that this is a highly opportunist bird with broad diet breadth since it feeds on seeds, many of which contain phenolic secondary compounds. The aim of this study was to evaluate the feeding responses of *Z. capensis* against different kinds of individual compounds that are common in seeds. We conducted two-choice feeding trials in the laboratory in order to assess two different kinds of these compounds in seeds: complex phenols (high molecular weight) such as hydrolyzable tannin, tannic acid and condensed tannins; and simple phenols (low molecular weight) such as the phenylpropanoids: cinnamic acid, caffeic acid, and ferulic acid. In the trials we simultaneously presented a control-

✉ Laboratorio de Ecología Nutricional, IMIBIO (Instituto Multidisciplinario de Investigación en Biología), CCT-CONICET, San Luis. Ejército de los Andes 950, San Luis.
jrrios@lab.cricyt.edu.ar

Recibido: 26 de septiembre de 2009; Fin de arbitraje: 14 de febrero de 2010; Revisión recibida: 12 de marzo de 2010; Aceptado: 8 de mayo de 2010

feed of commercial foxtail millet seeds (*Setaria italica*) topically applied with a control solution, and a treatment-feed of foxtail millet seeds topically applied with solutions of 1% of each compound mentioned above. For those compounds with deterrent properties, we repeated the trial but used as treatment-feed of foxtail seeds topically applied with solutions of 0.5% of such compounds. Rufous-collared Sparrow consumed less of the seeds treated with two different concentrations of the tannic acid, cinnamic acid and caffeic acid than of the control seeds, and the intake of seeds topically applied with cinnamic acid and ferulic acid was the same as for control seeds. The showed deterrence suggests that Rufous collared-sparrow avoids both simple and complex phenolic compounds.

[Keywords: complex phenols, tannins, simple phenols, phenylpropanoids, seed-eating birds, Rufous collared-Sparrow, deterrence]

INTRODUCCIÓN

Muchas plantas concentran en las semillas compuestos químicos que pueden actuar como disuasivos naturales frente al ataque de animales granívoros (Janzen 1971; Watkins et al. 1996; Díaz 1996; Castellanos & Espinoza-García 1997; Banko et al. 2001; Karasov & Martínez del Río 2007). Algunos vertebrados como las aves y los mamíferos tienen la capacidad de reconocer y evitar estos compuestos, o bien son capaces de regular su ingesta hasta alcanzar un punto en el cual el consumo resulta tóxico y afecta la supervivencia del animal (Guglielmo et al. 1996; Mangione et al. 2000; Ríos et al. 2008; Torregrossa & Dearing 2009).

Los compuestos disuasivos se clasifican en primarios y secundarios (Crocker & Perry 1990; Clark 1997a,b, 1998; Hile 2004). Los primarios aluden a la calidad [e.g., gusto desagradable, olor, irritación (Clark 1998)], que provoca la retirada del animal. Por ejemplo, algunos fenoles simples derivados del ácido cinámico disuaden a los tordos de alas rojas (*Agelaius phoeniceus*) (Avery & Decker 1992). Los secundarios provocan un efecto fisiológico adverso (e.g., toxicidad, dolor), que a su vez es asociado luego con un estímulo sensorial que deberá ser evitado [e.g., el gusto, el olor, la señal visual (Clark 1997b)]. En estos casos, el alimento es rechazado después de haber sido ingerido por primera vez, porque los animales rápidamente asocian el estado de enfermedad

con el consumo de esos alimentos y aprenden así a evitar su ingesta en el futuro (Mangione & Bozinovic 2002). Un ejemplo es el caso de los glicósidos cianogénicos almacenados en la mariposa monarca (*Danaus plexippus*); cuando las aves insectívoras la consumen por primera vez, aprenden a evitar comerlas en el futuro (Brower et al. 1968; Fink & Brower 1981; Holzinger & Wink 1996).

Un grupo de compuestos secundarios ampliamente distribuidos en el reino vegetal son los compuestos secundarios fenólicos (CSF). Estos compuestos suelen actuar como disuasivos alimentarios al disminuir la calidad del alimento (Díaz 1996; Mangione et al. 2000; Schaefer et al. 2003). Por un lado, los CSF complejos de peso molecular alto (entre 500 y 3000 g/mol) tales como los taninos, están presentes en muchos tipos de semillas (Greigh-Smith & Wilson 1985; Díaz 1996; Wang & Chen 2008) y su acción disuasiva ha sido demostrada tanto en roedores granívoros (Wang & Chen 2008) como en aves granívoras (Greig-Smith & Wilson 1985; Koenig 1991; Fleck & Tomback 1996). Por otro lado, los fenoles simples (e.g., los fenilpropanoides), tienen un peso molecular bajo, entre 100 y 200 g/mol, y son comunes en las plantas (Robinson 1983). Incluso están presentes en las semillas de muchas gramíneas y dicotiledóneas herbáceas (Watkins et al. 1996; Davis et al. 2008), y constituyen disuasivos frente a aves granívoras (Crocker & Perry 1990; Avery & Decker 1992; Jakubas et al. 1992; Watkins et al. 1999).

El chingolo, *Zonotrichia capensis* (Emberizidae) (Statius Muller 1776), es un ave granívora conspicua de los ambientes desérticos de Monte en Argentina (López de Casenave 2001; Cueto et al. 2006, 2008). También ocupa zonas perturbadas (e.g., agrosistemas y campos de pastoreo) en densidades elevadas [hasta 164 individuos/km² en el Monte central (Gonnet 2001)]. Esta especie posee un comportamiento de forrajeo oportunista debido a que incluye en su dieta una gran variedad de semillas e insectos según la abundancia estacional (López de Casenave 2001; Sabat et al. 2009). De la fracción granívora, el chingolo incluye tanto semillas de dicotiledóneas herbáceas como de monocotiledóneas, en particular *Chenopodium papulosum* y *Setaria leucopila* (Marone et al. 2008), cuyas concentraciones de fenoles totales son de alrededor de 3% (Ríos et al. no publicado). Por otro lado, la literatura indica que las semillas de ambos géneros también contienen fenoles simples del grupo de los fenilpropanoides (Davis et al. 2008), tales como el ácido cinámico, el ácido ferúlico y el ácido cafeico (Davis et al. 2008). Los fenilpropanoides son componentes constitutivos estructurales de la lignina en la pared celular (Hahlbrock & Scheel 1989; Lynn & Chan 1990) y tienen una gama amplia de funciones [e.g., actúan como defensas frente a depredadores y protección frente a la luz ultravioleta (Harborne 1999; Dewick 2002)].

Si bien es conocido que el chingolo se alimenta de semillas que poseen distintas concentraciones de compuestos fenólicos, por lo general estos compuestos se presentan combinados unos con otros formando mezclas (Castellanos & Espinoza-García 1997; Mangione et al. 2000; Dewick 2002). Algunos estudios han demostrado de forma experimental que un solo compuesto de todos los que pueden existir en una mezcla puede ser más disuasivo para los animales que toda la mezcla en sí misma debido a la acción tóxica directa de este compuesto (Rodman & Chew 1980; Vrieling et al. 1991; Ríos et al. 2008). El objetivo de este estudio fue evaluar la respuesta alimentaria de *Z. capensis* frente a diferentes tipos de compuestos fenólicos individuales que son comunes en semillas, y explorar cuáles tuvieron un mayor rechazo por parte de esta ave.

MATERIALES Y MÉTODOS

Mantenimiento de las aves y preparación de las semillas

Se capturaron 9 individuos adultos de chingolo, con redes de niebla, en un bosque abierto de la reserva de Biósfera de Ñacuñán, en la porción central en el desierto del Monte, Argentina (34°03' S, 67° 54' O). Las aves se trasladaron al laboratorio y se alojaron individualmente en jaulas inoxidables (40 x 40 x 50 cm) bajo un fotoperíodo de 12:12 h (luz: oscuridad) y temperatura constante (22±2 °C). Durante un período de aclimatación de un mes fueron alimentados con semillas comerciales de moha (*Setaria italica*) y agua "ad libitum". La alimentación estuvo suplementada una vez por semana con larvas de *Tenebrio molitor*, manzana y multivitaminas-minerales para aves colocadas en el agua (Vigorex, labyes, B. A., Argentina, #80313). Al finalizar los experimentos las aves fueron liberadas en el mismo sitio de captura.

Se utilizaron cinco compuestos fenólicos que por lo general están presentes en las semillas más consumidas por los individuos de *Z. capensis*, y cuya actividad disuasiva ya ha sido probada en otras especies de aves. Evaluamos dos fenoles complejos: ácido tánico (laboratorio Tetrahedron, Argentina) y el tanino condensado de quebracho comercial (provisto por el profesor W. Karasov de la Universidad de Wisconsin, EEUU), y tres fenoles simples: ácido cafeico, ácido ferúlico y ácido cinámico (Carlo Erba reagenti, Italia). Avery & Decker (1992) demostraron que las semillas tratadas tópicamente al 1% con un derivado de ácido cinámico producen un efecto disuasivo efectivo en tordos de alas rojas, pero no producen tal efecto sobre estas aves cuando la concentración es menor al 1% (e.g., 0.4%). Por lo tanto, exploramos la respuesta de individuos de chingolo frente a cada compuesto mencionado más arriba, usando semillas tratadas tópicamente con una solución al 1%, y sólo aquellos que mostraron acción disuasiva se evaluaron nuevamente al 0.5%.

Se prepararon dos tipos de semillas: tratamiento y control. Las semillas tratadas se cubrieron con una solución adhesiva de etanol absoluto y propilenglicol (9:1) y con la cantidad necesaria de cada uno de los compuestos, según el tratamiento, a fin de obtener soluciones al 1% o al 0.5% para los casos que resultaron disuasivos al 1%. Para cada compuesto se colocaron 400 semillas comerciales de moha (*Setaria italica*) en una caja de Petri y se las revistió mediante un pincel con la solución correspondiente. Las semillas control recibieron el mismo procedimiento pero solo con la solución adhesiva. Las semillas topicadas se colocaron toda una noche bajo campana para la evaporación del etanol y se almacenaron en oscuridad en bolsas herméticas con sílica gel hasta su utilización.

Experimentos de cafetería en laboratorio

A fin de evaluar las decisiones alimentarias del chingolo frente a los distintos compuestos, realizamos pruebas de cafetería de elección doble (Dragoin et al. 1971; Jakubas et al. 1992). En ellos se ofrecieron a las aves los dos tipos de oferta en forma simultánea, de la siguiente manera: se colocó una caja de Petri con 50 semillas control y, en el lado opuesto de la jaula, otra caja de Petri con 50 semillas tratadas. La posición de las cajas de Petri fue asignada al azar con la finalidad de que las aves no asociaran el sitio del comedero con el tipo de tratamiento. Luego de 2 h de ayuno (Cueto et al. 2006), las aves fueron puestas a consumir en forma simultánea, eligiendo sobre estas semillas durante un periodo de 15 minutos. La variable de respuesta que se midió fue el número de semillas consumidas de uno y otro tipo. Entre cada tipo de compuesto se dejaron de 3 a 5 días como intervalo en los cuales los individuos estaban bajo las condiciones de mantenimiento descriptas más arriba. Los ensayos de cafetería comenzaron con 9 individuos para el caso del 1% y 0.5% del ácido cinámico, pero el resto de las pruebas se continuó con 7 individuos ya que retiramos dos animales que mostraron signos de enfermedad (movimientos más lentos y con menor consumo de alimento que lo normal).

Los datos se analizaron con la prueba pareada de Wilcoxon ya que no cumplían con los supuestos que requieren los análisis paramétricos. Se utilizó el software estadístico InfoStat versión profesional 2009.

RESULTADOS

Tres de los cinco compuestos evaluados resultaron disuasivos alimentarios para los individuos de *Z. capensis*. Los individuos comieron menos semillas tratadas con ácido tánico, ácido cinámico y ácido cafeico que sus respectivos controles ($Z=2.366$, $P=0.018$; $Z=2.073$, $P=0.038$; $Z=2.336$, $P=0.017$, respectivamente), mientras que no hubo diferencias para el tanino condensado y el ácido ferúlico ($Z=0.845$, $P=0.398$; $Z=1.069$, $P=0.285$, respectivamente) (Figura 1). Las reducciones más importantes del consumo con respecto al control fueron para las semillas tratadas con ácido tánico y ácido cafeico.

La oferta de semillas con los tres compuestos que presentaron disuasión en el primer experimento, tratadas al 0.5%, también mostraron disuasión a esta menor concentración (Figura 2), aunque el efecto de la disuasión resultó más atenuado que en el primer caso ($Z=2.366$, $P=0.017$; $Z=2.665$, $P=0.007$; $Z=2.201$, $P=0.027$, para ácido tánico, cinámico y cafeico, respectivamente).

DISCUSIÓN

En este estudio se evaluó la respuesta disuasiva primaria del chingolo frente a fenoles individuales. Si bien es común que en la naturaleza los fenoles se encuentren en forma de mezclas, la composición cualitativa de los fenoles (los tipos de fenoles) en la mezcla puede ser más importante que la concentración en cuanto a la selección del alimento por aves. Esto se debe a que un tipo de fenol concreto puede indicar toxicidad y/o presencia de otros fenoles (Guglielmo et al. 1996; Sarracino et al. 2004). El chingolo consumió menos de las semillas tratadas con dos concentraciones diferentes de tres de los cinco compuestos evaluados. La disuasión

observada sugiere que el chingolo evita tanto los compuestos fenólicos simples como los complejos, por lo que su respuesta disuasiva (detección gustativa) frente a compuestos individuales depende del tipo particular de fenol. Los efectos disuasivos primarios en aves están mediados por la estimulación sensitiva de los compuestos químicos en el trigémino (Jakubas & Mason 1991). Este "sentido del gusto" estaría involucrado en las decisiones o elecciones alimentarias de muchas especies de aves, y permitiría la distinción entre los compuestos nutritivos y aquellos que no lo son (Crocker & Perry 1990; Schaefer et al. 2003). La irritación trigeminal en *Z. capensis* es posible porque estos compuestos funcionan como disuasivos primarios en otras especies de aves (Crocker & Perry 1990; Jakubas et al. 1992; Avery & Decker 1992; Fleck & Tomback 1996; Watkins et al. 1999) y porque durante nuestros experimentos, algunos individuos sujetaban con el pico durante unos segundos

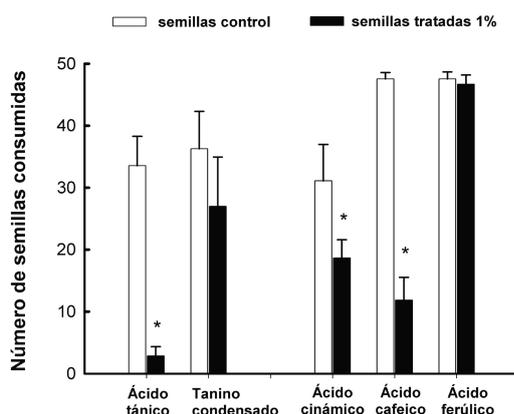


Figura 1. Consumo del chingolo frente a semillas control versus semillas tratadas tópicamente con una solución al 1% de ácido tánico ($n=7$), tanino condensado ($n=7$), ácido cinámico ($n=9$), ácido cafeico ($n=7$) y ácido ferúlico ($n=7$). Las barras representan la media del número de semillas consumidas ± 1 error estándar. Los asteriscos indican diferencias significativas entre los dos tipos de semillas ofrecidas ($P < 0.05$).

Figure 1. Seed consumption by Rufous-collared Sparrows against a control-feed versus a treatment-feed of seeds topically applied with 1% of tannic acid ($n=7$), condensed tannin ($n=7$), cinnamic acid ($n=9$), caffeic acid ($n=7$) and ferulic acid ($n=7$). Bars represent mean number of consumed seeds ± 1 standard error. Asterisks indicate significant differences between both kinds of seeds supplied ($P < 0.05$).

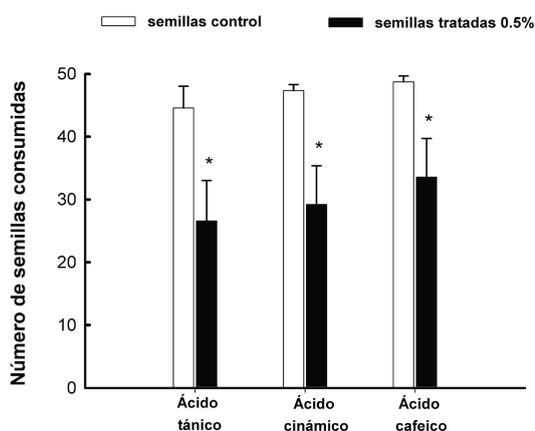


Figura 2. Consumo del chingolo frente a semillas control versus semillas tratadas tópicamente con una solución al 0.5% de los fenoles ácido tánico ($n=7$), ácido cinámico ($n=9$), ácido cafeico ($n=7$). Las barras representan la media del número de semillas consumidas ± 1 error estándar. Los asteriscos indican diferencias significativas entre los dos tipos de semillas ofrecidas ($P < 0.05$).

Figure 2. Seed consumption by Rufous-collared Sparrows against a control-feed versus a treatment-feed of seeds topically applied with 0.5% of tannic acid ($n=7$), cinnamic acid ($n=9$) and caffeic acid ($n=7$). Bars represent mean number of consumed seeds ± 1 standard error. Asterisks indicate significant differences between both kinds of seeds supplied ($P < 0.05$).

las semillas tratadas químicamente y luego las dejaban caer intactas. Esto sugiere que existirá una detección o reconocimiento rápido, pre-ingestional, de los compuestos fenólicos que resultaron desagradables durante los primeros contactos en los experimentos.

Según el modelo de predicción de efectividad de repelentes de aves de Watkins et al. (1999), los grupos donantes de electrones (i.e., grupos funcionales metoxilos) son muy disuasivos. Por ello, cabe esperar que los compuestos como el ácido ferúlico, que posee en su estructura química un grupo funcional metoxilo en el carbono 3, tengan poder disuasivo. Sin embargo, en este estudio el chingolo resultó incapaz de evitar las semillas topicadas con ácido ferúlico. El chingolo tampoco evitó consumir las semillas tratadas con tanino condensado, uno de los dos compuestos complejos (de alto peso molecular) evaluado en este estudio. Una explicación posible a estos resultados es que tanto el ácido ferúlico como el

tanino condensado actuarían como disuasivos secundarios para el chingolo. En este sentido, el tiempo de exposición del chingolo frente a estos compuestos tendría que ser superior al de este estudio para poder asociar, mediante aprendizaje, la detección gustativa con algún efecto adverso post-ingestional. Esta hipótesis merece ser analizada de manera experimental.

Además de lo observado en otros estudios, nuestros resultados sugieren que el ácido tánico, el ácido cinámico y el ácido cafeico serían candidatos para disuadir a animales que puedan causar algún tipo de perjuicio agrícola, ya que aun en aves silvestres como chingolo (que posee un contacto previo y frecuente con estos tipos de fenoles de semillas) hubo una reducción en el consumo de semillas tratadas, incluso en las semillas topicadas con soluciones de baja concentración.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por CONICET a través del PIP 6328 a AMM. Agradecemos al profesor Luis Marone por la valiosa revisión de este manuscrito, a Juan Gabriel Ríos por su generosa ayuda con el cuidado y mantenimiento de las aves en el laboratorio. Este trabajo forma parte de la tesis doctoral de JMR, que se lleva a cabo en la Carrera de Doctorado en Biología (Probiol) de la Universidad Nacional de Cuyo.

BIBLIOGRAFÍA

- AVERY, ML & DG DECKER. 1992. Repellency of cinnamic acid esters to captive Red-winged Blackbirds. *Journal of Wildlife Management*, **56**: 800-805.
- BANKO, PC; ML CIPOLLINI; GW BRETON; E PAULK; M WINK; ET AL. 2001. Seed chemistry of *Sophora Chrysophylla* (Mamane) in relation to diet of specialist avian seed predator *Loxioides bailleui* (Palila) in Hawaii. *Journal of Chemical Ecology*, **28**: 1393-1410.
- BROWER, LP; WN RYERSON; LL COPPINCER & SC GLAZIER. 1968. Ecological chemistry and the palatability spectrum. *Science*, **161**:1349-1351.
- CASTELLANOS, I & FJ ESPINOSA-GARCÍA. 1997. Plant secondary metabolite diversity as a resistance trait against insects: a test with *Sitophilus granarius* (Coleoptera: Curculionidae) and seed secondary metabolites. *Biochemical Systematic and Ecology*, **25**:591-602.
- CLARK, L. 1998. Review of bird repellents. *Proceedings of the Vertebrate Pest Conference*, **18**:330-337.
- CLARK, L. 1997a. A review of the bird repellent effects of carbocyclic compounds. Pp. 343-352 en: Mason, JR (ed.). *Repellents in wildlife management*. National Wildlife Research Center, Fort Collins, Colorado, USA.
- CLARK, L. 1997b. Physiological, ecological, and evolutionary bases for the avoidance of chemical irritants by birds. *Current Ornithology*, **14**:1-37.
- CROCKER, DR & SM PERRY. 1990. Plant chemistry and bird repellents. *Ibis*, **132**:300-308.
- CUETO, VR; J LOPEZ DE CASENAVE & L MARONE. 2008. Neotropical austral migrant landbirds: population trends and habitat use in the central Monte Desert, Argentina. *The Condor*, **110**(1):70-79.
- CUETO, VR; L MARONE & J LOPEZ DE CASENAVE. 2006. Seed preferences in sparrow species of the Monte desert: implications for seed-granivore interactions. *Auk*, **123**:358-367.
- DAVIS, AS; BJ SCHUTTE; J IANNUZZI & KA RENNER. 2008. Chemical and physical defence of weed seeds in relation to soil seedbank persistence. *Weed Science*, **56**:676-684.
- DEWICK, PM. 2002. Medicinal natural products: a biosynthetic approach. 2nd edition, John Wiley and Sons, Chichester, UK. 507 pp.
- DÍAZ, M. 1996. Food choice by seed-eating birds in relation to seed chemistry. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **113**(A):239-246.
- DRAGOIN, W; GE MCCLEARY & P MCCLEARY. 1971. A comparison of measuring conditioned taste aversions. *Behavior Research Methods and Instrumentation*, **3**:309-303.
- FINK, LS & LP BROWER. 1981. Birds can overcome the cardenolide defence of the monarch butterflies in Mexico. *Nature*, **291**:67-70.
- FLECK, DC & DF TOMBACK. 1996. Tannin and protein in the diet of a food-hoarding granivore, the Western Scrub Jay. *The Condor*, **98**:474-482.
- GUGLIELMO, CG; WH KARASOV & WJ JAKUBAS. 1996. Nutritional cost of a plant secondary metabolite explain selective foraging by ruffed grouse. *Ecology*, **77**:1103-1115.
- GONNET, JM. 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 Enviroments*, **48**:569-579.

- GREIG-SMITH, PW & FM WILSON. 1985. Influences of seed size, nutrient composition and phenolic content on the preferences of bullfinches feeding ash trees. *Oikos*, **44**:47-54.
- HAHLBROCK, K & D SCHEEL. 1989. Physiology and molecular biology of phenylpropanoids metabolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **40**:347-369.
- HILE, AG. 2004. Avoidance of plant secondary compounds by European starlings: citronellyls. *Crop Protection*, **23**:973-978.
- HOLZINGER, F & M WINK. 1996. Mediation of cardiac glycoside insensitivity in the monarch butterfly (*Danaus plexippus*): role of an amino acid substitution in the ouabain binding site of Na⁺,K⁺-ATPase. *Journal of Chemical Ecology*, **22**: 1921-1937.
- HARBORNE, JB. 1999. Recent advances in chemical ecology. *Natural Products Reports*, **16**:509-523.
- INFOSTAT. 2009. Versión profesional. Estadística y Biometría, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba.
- JAKUBAS, WJ; PS SHAH; JR MASON & DM NORMAN. 1992. Avian repellency of coniferyl and cinnamyl derivatives. *Ecological Applications*, **2**:147-156.
- JAKUBAS, WJ & JR MASON. 1991. Role of avian trigeminal sensory system in detecting coniferyl benzoate, a plant allelochemical. *Journal of Chemical Ecology*, **17**:2213-2221.
- JANZEN, DH. 1971. Seed predation by animals. *Annual Reviews in Ecological Systematic*, **2**:465-492.
- KARASOV, WH & C MARTÍNEZ DEL RÍO. 2007. *Ecological Physiology: How Animals Process Energy, Nutrients, and Toxins*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- KOENIG, WD. 1991. Effects of tannins and lipids on de digestibility of acorns by Acorn Wood-Peckers. *Auk*, **108**:79-88.
- LÓPEZ DE CASENAVE, J. 2001. *Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del Monte*. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- LYNN, DG & M CHANG. 1990. Phenolic signals in cohabitation: implication for plant development. *Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **41**: 497-526.
- MANGIONE, AM & F BOZINOVIC. 2002. Ecología nutricional y estrategias de digestión: compromisos entre obtención de energía y eliminación de toxinas. Pp. 125-150 en: Bozinovic, F (ed.). *Fisiología Ecológica y Evolutiva, Teoría y casos de estudio en animales*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.
- MANGIONE, AM; DM DEARING & WH KARASOV. 2000. Interpopulation differences in tolerance to creosote bush resin in desert woodrats (*Neotoma lepida*). *Ecology*, **81**:2067-2076.
- MARONE, L; J LÓPEZ DE CASENAVE; FA MILESI & VR CUETO. 2008. *Oikos*, **117**:611-619.
- RÍOS, JM; AM MANGIONE & JC GIANELLO. 2008. Effects of natural phenolic compounds from a desert dominant shrub *Larrea divaricata* Cav. on toxicity and survival in mice. *Revista Chilena de Historia Natural*, **81**:293-302.
- ROBINSON, TV. 1983. *The organic constituent of higher plants*. Fourth edition. Cordus, North Amherst, Massachusetts, USA.
- RODMAN, JE & FS CHEW. 1980. Phytochemical correlates of herbivory in a community of native and naturalized Cruciferae *Biochemical Systematic and Ecology*, **8**:43-50.
- SABAT, P; S GONZÁLEZ-MEJARES & K MALDONADO. 2009. Diet and habitat aridity affect osmoregulatory physiology: An intraspecific field study along environmental gradients in the Rufous-collared sparrow. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **152**:322-326.
- SARRACINO, A; CM D'ALESSANDRO & M BORGHETTI. 2004. Seed colour and post-fire bird predation in a Mediterranean pine forest. *Acta Oecologica*, **26**: 191-196.
- SCHAEFER, HM; V SCHMIDT & H WINKLER. 2003. Testing the defence tradeoff hypothesis: how contents of nutrients and secondary compounds affect fruit removal. *Oikos*, **102**:318-328.
- TORREGROSSA, AM & D DEARING. 2009. Nutritional toxicology of mammals: regulated intake of plant secondary compounds. *Functional Ecology*, **23**:48-56.
- VRIELING, K; W SMITH & E VAN DER MEIJDEN. 1991. Tritrophic interactions between aphids (*Aphisja cobsaea* Schrank), ant species, *Tyriajacobaea* L., and *Senecio jacobaea* L. lead to maintenance of genetic variation in pyrrolizidine alkaloid concentration *Oecologia*, **86**:177-182.
- WANG, B & J CHEN. 2008. Tannin concentration enhances seed caching by scatterhoarding rodents: an experiment using artificial 'seeds'. *Acta Oecologica*, **34**:4379-4385.
- WATKINS, RW; JA LUMLEY; EL GILLBISHOP; JD LANGTON; SD; MACNICOLL; ET AL. 1999. Quantitative structure-activity relationships (QSAR) of cinnamic acid bird repellents. *Journal of Chemical Ecology*, **25**:2825-2845.
- WATKINS, RW; HJ MOSSON, JE GURNEY, DP COWAN & JP EDWARDS. 1996. Cinnamic acid derivatives: Novel repellent seed dressings for the protection of wheat seed against damage by the field slug: *Deroceras reticulatum*. *Crop Protection*, **15**:77-84.