

Frugivoría y remoción de frutos ornitócoros en fragmentos del bosque chaqueño de Córdoba (Argentina)

Frugivory and ornithochorous fruits removal in Chaco forest fragments of Córdoba (Argentina)

Analia Melisa Ponce^a, Gabriel Grilli^{a*}, Leonardo Galetto^a

*Autor de correspondencia: ^aUniversidad Nacional de Córdoba, Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), casilla de correo 495, Córdoba (5000), Argentina, ggrilli@imbiv.unc.edu.ar

SUMMARY

Forests loss and habitat fragmentation due to agricultural activity could be related to different ecological processes such as biotic dispersion, as well as the maintenance of native plant diversity and exotic plant invasions. The objective of this work was to analyze fruit removal and frugivory by animals in the Chaco forest of Córdoba, in the context of landscape fragmentation. The study was carried out in two continuous (> 300 ha) and two small forest fragments (< 5 ha). We randomly selected three to five individuals with ornithochorous fruits at the sampling time (March-June, 2006). We counted the fruits in focal plants once a week during two month. Fruit survival probability (FSP) was used as an indicator of fruit removal. Ornithochorous plants included 15 species, mainly woody. The FSP for the plant community showed statistically significant differences between small fragments and continuous sites. FSP was lower in continuous forests than in small fragments. FSP in the exotic bush was lower than in the native bush species. Contrary to bushes, FSP values in woody exotic species were higher than those for native species. Results suggest that the dispersion of the ornithochorous fruits would be related to the process of fragmentation, but small fragments are used by birds as feeding sites, which confers them a high conservation value. This behavior of bird species would be important for the persistence and colonization of new sites for plant species with ornithochorous fruits, as well as for the conservation of small forests fragments disseminated within agroecosystems of central Argentina.

Key words: forests loss, fruit removal, birds, community, Chaco biogeographic region.

RESUMEN

La pérdida de bosques naturales y su fragmentación en el paisaje por actividad agrícola pueden afectar procesos ecológicos como la dispersión biótica y también el mantenimiento de la diversidad de especies nativas y la invasión de plantas exóticas. En el contexto de la fragmentación del bosque chaqueño de la provincia de Córdoba se evaluó remoción y frugivoría de frutos carnosos en especies de dos fragmentos con superficie menor a 5 ha y dos de bosque continuo superior a 300 ha. Una vez por semana durante dos meses los frutos de cada individuo se contabilizaron tomándose como indicador de la dispersión biótica a la probabilidad de supervivencia de los frutos (PSF). Los elementos florísticos ornitócoros incluyen a 15 especies, principalmente leñosas. En todas las especies ornitócoras presentes en cada sitio se encontraron diferencias en la PSF, siendo mayor en los fragmentos pequeños respecto a los sitios de bosque continuo. Asimismo, la PSF fue menor en la especie arbustiva de origen exótico en relación con la nativa. Contrariamente, en las especies exóticas leñosas la PSF fue mayor que en las nativas. Estos resultados sugieren que la dispersión de frutos es afectada por la reducción del bosque chaqueño y que los fragmentos pequeños son aún utilizados por las aves como áreas de alimentación. Este comportamiento de las aves sería importante para la persistencia y colonización de nuevos sitios por las plantas con frutos carnosos, así como para la conservación de los pequeños fragmentos de bosque inmersos en los agroecosistemas del centro de Argentina.

Palabras clave: pérdida de bosque, remoción de frutos, aves, comunidad, región biogeográfica del Chaco.

INTRODUCCIÓN

La dispersión es uno de los procesos biológicos más relevantes en la distribución y abundancia de plantas y animales, relacionándose con el mantenimiento de la diversidad y con el riesgo de extinción de especies de comunidades desconectadas en un paisaje fragmentado (Lindenmeyer y Fischer 2006). En ecosistemas boscosos, la interacción planta-dispersor es importante tanto para la

regeneración y el mantenimiento de las poblaciones de especies vegetales nativas, como para el establecimiento y expansión del área geográfica de plantas exóticas (Bleher y Böhning-Gaese 2006, Ferreras y Galetto 2010). Un gran número de plantas dependen de animales frugívoros, siendo las aves ornitócoras uno de los grupos más significativos en la dinámica de la dispersión biótica de las semillas en el paisaje (Dennis *et al.* 2007).

El éxito del proceso antes descrito es modificado con

la fragmentación del paisaje por cuanto puede influir en las interacciones mutualistas planta-animal como en la polinización y la dispersión de semillas con diversas consecuencias reproductivas para muchas especies (Aguilar *et al.* 2006, Dennis *et al.* 2007, Galetto *et al.* 2007). En general, cuando se fragmenta un bosque, las poblaciones de especies de animales son afectadas más rápidamente respecto a las plantas leñosas (Wright 2007), cuya dinámica espacio-temporal es mucho más lenta. Algunas especies de aves dispersoras de frutos pueden verse más afectadas por la fragmentación del bosque, dependiendo de ciertas características de los frugívoros como por ejemplo tamaño corporal, dieta o preferencia de hábitat (Dardanelli 2006, Pizo 2007). En general, el número de especies de aves puede variar en las distintas épocas del año y suele estar correlacionado positivamente con el área del fragmento (Dardanelli 2006). Sin embargo, en el largo plazo, aquellas plantas que dependan de animales para su dispersión también serán afectadas por cambios en las interacciones planta-animal (Wright 2007). Por ejemplo, la remoción de frutos y, como consecuencia, la cantidad de semillas dispersadas son muy variables y dependientes de las características del ambiente (Izhaki 2002). En este sentido, con la fragmentación del paisaje es plausible que la remoción de frutos varíe diferencialmente entre fragmentos de áreas diferentes al cambiar la diversidad, la oferta de frutos o el comportamiento de los animales dispersores (Pizo 2007). En general, revisiones recientes muestran una relación negativa entre el aumento de la fragmentación y la dispersión biótica (Pizo 2007, Aguilar *et al.* 2009). Es decir, resulta prioritario disponer de estudios para distintos ecosistemas que evalúen los efectos de la fragmentación en el proceso de dispersión, principalmente de las plantas leñosas. Las plantas con dispersión biótica del bosque chaqueño del centro de Argentina no han sido muy estudiadas en el contexto de la fragmentación del paisaje, aunque recientemente se han comenzado a publicar estudios de frugivoría en relación con el éxito reproductivo y la dispersión de algunas especies (Ferrerías *et al.* 2008, Grilli y Galetto 2009).

En un paisaje fragmentado, las áreas de los remanentes de bosque son uno de los indicadores que se relacionan tanto con la pérdida de especies (Fahrig 2003) como de superficie de bosque y disminución de la riqueza de aves (Fahrig 2003, Bleher y Böhning-Gaese 2006, Pizo 2007). Tal situación se observa en la región del Chaco de Argentina central (Dardanelli 2006), donde la reducción del área de los fragmentos y el aumento de borde pueden facilitar la invasión de plantas exóticas ornitócoras, las cuales pueden representar un nuevo recurso potencial para aves frugívoras (Montaldo 2000, Ferrerías *et al.* 2008, Grilli y Galetto 2009).

En Argentina, y en el distrito fitogeográfico del bosque chaqueño nativo, en estos últimos años, se ha intensificado la fragmentación con pérdida de extensas áreas. Actualmente, este ecosistema está reducido a fragmentos de distintos tamaños con alarmante pérdida de superficies a causa

de perturbaciones humanas ocurridas durante el siglo XX, y en especial, durante los últimos 30 años (Zak *et al.* 2004).

Debido a estos antecedentes, es importante estudiar el proceso de remoción de frutos carnosos de plantas nativas y exóticas para lograr una mejor comprensión de la dinámica de las comunidades en paisajes fragmentados, como es el caso del bosque chaqueño en el centro de Argentina. En el contexto del gradiente de fragmentación de mayor a menor superficie, el objetivo general de este trabajo es evaluar la influencia de la fragmentación en la remoción de frutos en especies leñosas y herbáceas en comunidades de plantas del bosque chaqueño de la provincia de Córdoba, Argentina. Como hipótesis de trabajo se plantea que si la reducción de los remanentes de bosques fragmentados afectan la diversidad de aves ornitócoras (Dardanelli, 2006), entonces en los fragmentos pequeños respecto a los de mayor superficie es esperable una menor remoción de frutos carnosos. Como objetivos específicos se plantearon los siguientes: (a) comparar la remoción de frutos en especies nativas, leñosas y herbáceas en sitios que representan extremos de un gradiente de fragmentación, (b) comparar la remoción de frutos entre especies nativas y exóticas que se encontraron en el bosque continuo y, (c) identificar las especies de aves frugívoras, analizando su status de permanencia en relación con el uso de hábitat y las posibles implicancias con el proceso de dispersión y la conservación del bosque chaqueño.

MÉTODOS

Área de estudio. El estudio se llevó a cabo en el centro de Argentina de la provincia de Córdoba y en los departamentos Santa María, Colón y Punilla. El área de estudio se encuentra ubicada entre los 31°45'10'' - 31°08'30''S y los 64°28'18'' - 64°10'25''O (figura 1). En el faldeo oriental de las Sierras Chicas y dentro de un mosaico vegetacional se seleccionaron cuatro sitios, dos de más de 300 ha que aquí representan el bosque continuo (sitios A y B) y dos fragmentos menores a 5 ha (fragmentos a y b), manteniendo una distancia mínima de 200 m de otros fragmentos (Donoso *et al.* 2004). Este rango de tamaños se basa en la experiencia de estudios previos de interacción planta-animal (Galetto *et al.* 2007, Ferrerías *et al.* 2008). El criterio de selección es sesgado ya que se trata de un primer estudio exploratorio sobre la dispersión por aves, utilizando como indicador indirecto y relativamente simple de estimar, la remoción de frutos en especies ornitócoras. En el trabajo de campo, mediante observaciones ocasionales, se registró cada una de las aves que estuvieran consumiendo frutos o semillas con identificación de la especie de planta forrajada. Aunque este registro no fue un monitoreo sistemático, los datos complementan el estudio sobre la evaluación de la remoción de frutos y, por ello, se incluyen como resultados. Por el carácter exploratorio del estudio no se consideró la tasa de dispersión, tasa de deposición de semillas y establecimiento de plántulas.

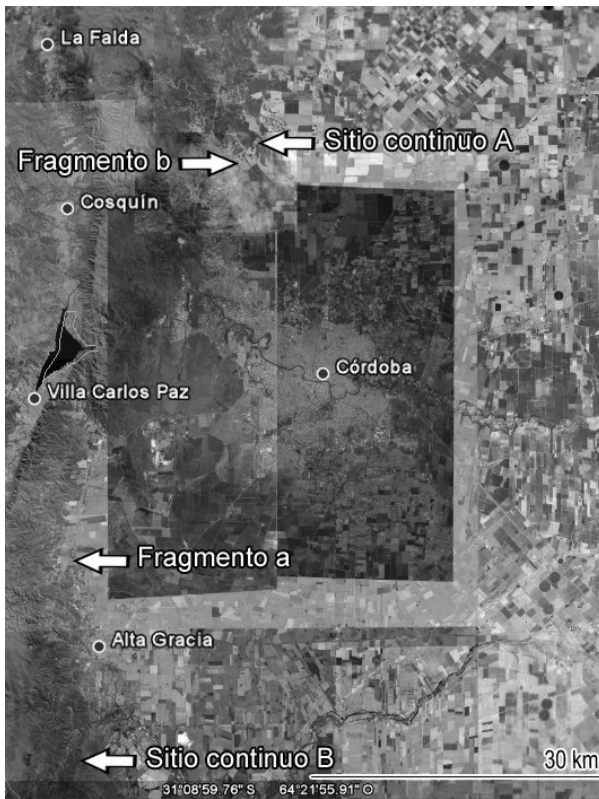


Figura 1. Imagen satelital de la región de estudio, en el centro de Argentina, con ubicación de los sitios. A y B: sitios continuos (> 300 ha); a y b: fragmentos de bosque (< 5 ha). Como referencia se incluyen las principales ciudades de la región.

Satellite image of the central Argentina region, where the study sites are indicated. A and B: continuous sites (> 300 ha); a and b: forest fragments (< 5 ha). The names of the main cities are included as a reference.

Estimación de la densidad poblacional. En cada fragmento se dispusieron al azar 10 parcelas de 10 x 2 m, a fin de determinar la riqueza y densidad poblacional de las especies ornitócoras expresadas como número de individuos por metro cuadrado. Estas variables se estimaron sólo para contextualizar posibles diferencias en la remoción de frutos entre los fragmentos pequeños versus los sitios continuos.

Estimación de la proporción de frutos removidos. En la época de muestreo (marzo a junio de 2006), en al menos dos sitios de superficie contrastante y según la densidad de cada una de las especies de plantas con frutos ornitócoros, se seleccionaron al azar entre tres y cinco individuos por especie para realizar el estudio. La excepción fueron algunas especies leñosas nativas y exóticas encontradas únicamente en los sitios de bosque continuo superiores a 300 ha. Se consideraron como plantas ornitócoras a aquellas con ofertas de frutos con endo- o mesocarpo carnosos, o semillas con arilo, de colores vivos (rojo, morado, fucsia, blanco, amarillo o naranja) y contrastantes con el follaje

(Varela 2004). Para determinar la cantidad de frutos removidos, una vez por semana y en un total de 15 especies, se realizó el seguimiento contabilizándose los frutos maduros disponibles. Para las especies leñosas se marcaron tres sectores de ramas de 1 m por individuo, seleccionados al azar. En el caso de no obtener 50 frutos dentro de los sectores marcados, se aumentó el número de sectores hasta alcanzar esa cantidad mínima de frutos maduros. En el caso de las especies herbáceas se contabilizaron todos los frutos maduros de cada individuo.

Análisis de datos. Debido a que la mayoría de las especies no se encontraron en todos los sitios, se realizó un primer análisis sólo con aquellas dos especies nativas, una leñosa y otra herbácea, presentes en los cuatro sitios. Al encontrarse diferencias estadísticamente significativas entre los tamaños de sitios, la remoción de frutos se comparó entre sitios continuos y fragmentos pequeños, agrupando los datos según especies nativas leñosas o herbáceas presentes en al menos en uno de los dos sitios y para cada categoría de tamaño. Este procedimiento permitió la comparación para tres especies leñosas y tres herbáceas. Finalmente, en sitios de bosque continuo se compararon dos pares de especies arbustivas (*Lantana grisebachii* Stuckert ex Seckt. y *Lantana camara* L., nativa y exótica, respectivamente) y arbóreas (*Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm. y *Ligustrum lucidum* Ait., nativa y exótica, respectivamente). A partir de los datos de campo y sobre remoción periódica de frutos (o semillas ariladas), se utilizaron curvas de supervivencia de Kaplan Meir para analizar la “probabilidad de supervivencia” de los frutos (relación entre el número de frutos iniciales y de los aún disponibles en un determinado tiempo transcurrido). Para la comparación entre sitios se utilizó el factor “fragmentación” con dos niveles: fragmentos y sitios continuos de bosque, y las curvas de supervivencia (log rank) para la comparación de la velocidad de remoción de los frutos de distintas especies. El nivel de significación para todos los análisis fue de 0,05 y como apoyo se utilizó el programa estadístico SPSS 15.0.

RESULTADOS

Registros visuales de la dieta frugívora de los dispersores. El consumo de frutos de *Celtis ehrenbergiana* por parte de *Saltator aurantiirostris* (Vieillot, 1817) (pepitero de collar) y *Thraupis bonariensis* (Gmelin, 1789) (naranja-ro) se observó en fragmentos pequeños y sitios de bosque continuo. Además, en estos últimos se registró el consumo en piquillín (*Condalia montana* A. Cast. por *Turdus chiguanco* (Burmeister, 1858) (zorzal chiguanco), *Thraupis bonariensis*, *Saltator aurantiirostris* y *Mimus saturninus* (Gould, 1836) (caliandra grande). A su vez, frutos de *Passiflora suberosa* L. y *Passiflora caerulea* L. son ingeridos por parte de *Pitangus sulphuratus* (Todd, 1952) (benteveo), *Saltator aurantiirostris* y *Thraupis bonariensis*. En todos los casos, los frutos son ingeridos enteros. Como po-

tenciales frugívoras más frecuentes en el bosque chaqueño se citan 16 especies, agregándose a las ya mencionadas arriba a *Coccyzus melacoryphus* (Vieillot, 1817), *Columba maculosa* (Temminck, 1813), *Elaenia parvirostris* (Pelzeln, 1868), *Guirra guirra* (Gmelin, 1788), *Mimus triurius* (Vieillot, 1818), *Molothrus badius* (Vieillot, 1819), *Myiopsitta monachus* (Bodaert, 1783), *Pseudoseisura lophotes* (Parkes, 1960), *Sicalis flaveola* (Sclater, 1872), *Turdus amaurochalinus* (Cabanis, 1851) y *Zonotrichia capensis* (Todd, 1920) (Sánchez Hümöller 2009). Estas especies presentan rangos de distribución muy variables, siendo en su mayoría (13 de las 16) residentes en la región (Dardanelli 2006). Otras, como *Elaenia parvirostris* y *Coccyzus melacoryphus* son migratorias, encontrándose en la región durante la temporada estival (Dardanelli 2006). En relación a la preferencia de hábitat, nueve de estas 16 especies de aves son definidas como “de bosque”, mientras que las restantes como “generalistas de hábitat” (Dardanelli 2006). Todas las especies que se registraron consumiendo frutos de plantas ornitócoras en este trabajo serían residentes, habitando preferentemente el bosque (excepto *Pitangus sulphuratus* que es generalista de hábitat).

Diversidad y densidad de especies ornitócoras. La riqueza total de las especies ornitócoras en fructificación durante el período de muestreo fueron 15, con distribución ligeramente desigual entre los sitios de estudio, siendo mayor en los sitios de bosque continuo (n = 13) respecto a los frag-

mentos pequeños (n = 10). Por otro lado, se encontró que en estos cuatro sitios no todas las especies de plantas son comunes o compartidas, presentándose tres especies como exclusivas para el bosque continuo y sólo una encontrada únicamente en los fragmentos pequeños (cuadro 1). En el gradiente de tamaño de los bosques, las densidades de especies ornitócoras son diferentes siendo mayor en los fragmentos pequeños respecto a los bosques continuos. Esta diferencia entre sitios se explicaría por cuanto en los fragmentos pequeños los altos valores de densidades poblacionales se concentran en sólo cuatro especies: *Zanthoxylum coco* Gillies ex Hook. f. et Arn., *Celtis ehrenbergiana*, *Solanum argentinum* Bitter et Lillo y fundamentalmente de *Rivina humilis* L. Para el resto de las especies estudiadas, los valores de densidad son inferiores y ligeramente similares entre los fragmentos pequeños y los sitios de bosque continuo (cuadro 1). La excepción es *L. camara*, especie exótica para el centro de Argentina, con densidades relativamente altas sólo en los sitios continuos (cuadro 1).

Remoción de frutos. Las especies ornitócoras presentaron diferencias en la remoción de sus frutos entre sitios continuos o fragmentos pequeños de bosque. Las dos únicas especies nativas presentes en los cuatro sitios, *Celtis ehrenbergiana* y *Rivina humilis*, mostraron remoción de frutos más rápida en los sitios de bosque continuo en comparación a los fragmentos pequeños (figura 2). La probabilidad de supervivencia de los frutos de *Celtis ehrenber-*

Cuadro 1. Formas de crecimiento y estatus biogeográfico de especies ornitócoras y densidad promedio (n° individuos m⁻²) en los sitios muestreados del bosque chaqueño de la provincia de Córdoba. - = especie no registrada.

Life form and biogeographic status of ornithocorous species and Mean density (individuals m⁻²) recorded in study sites of Chaco forest in Cordoba Province. nativa = native, exótica = exotic, - = species not present.

Especies	Estatus	Fragmentos grandes (bosque continuo)	Fragmentos pequeños
<u>Leñosas arborescentes</u>			
<i>Celtis ehrenbergiana</i> (=C. tala)	nativa	0,04	0,14
<i>Celtis ehrenbergiana</i> (=C. pallida)	nativa	0,06	0,16
<i>Zanthoxylum coco</i> (Gill.) Engler	nativa	0,04	0,10
<i>Lithrea molleoides</i> (Vell.) Engl.	nativa	0,03	-
<i>Lycium cestroides</i> Schlttdl.	nativa	-	0,03
<i>Condalia spp.</i>	nativa	0,06	0,01
<i>Pyracantha spp.</i>	exótica	0,01	-
<i>Ligustrum lucidum</i> Ait.	exótica	0,02	0,03
<u>Pequeños arbustos</u>			
<i>Solanum argentinum</i> Bitter et Lillo	nativa	0,01	0,15
<i>Lantana grisebachii</i> Stuckert ex Seckt.	nativa	0,06	-
<i>Lantana camara</i> L.	exótica	0,15	-
<u>Trepadoras</u>			
<i>Passiflora suberosa</i> L.	nativa	0,05	0,02
<i>Passiflora morifolia</i> Mast.	nativa	0,05	0,08
<i>Passiflora caerulea</i> L.	nativa	-	0,01
<u>Herbáceas</u>			
<i>Rivina humilis</i> L.	nativa	0,21	0,39
<i>Solanum sp. 1</i>	nativa	0,02	-

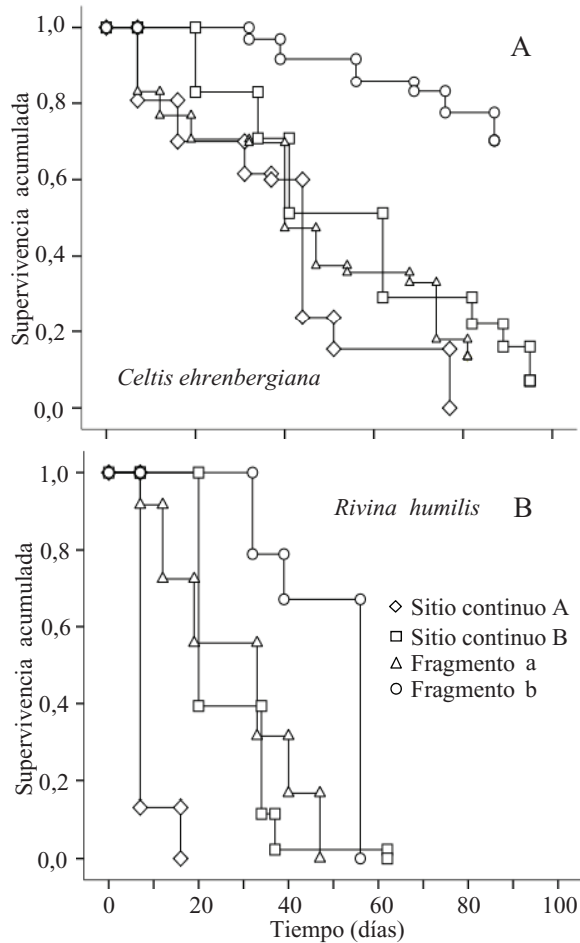


Figura 2. Supervivencia acumulada de frutos de A) *Celtis ehrenbergiana* y B) *Rivina humilis* en sitios continuos y fragmentos de bosque chaqueño.

Accumulated survival of fruits for: A) *Celtis ehrenbergiana* and B) *Rivina humilis* at forest fragments and continuous sites of Chaco forest.

giana presentó diferencias significativas entre los distintos sitios (log rank = 298,45; $P < 0,001$), al igual que *Rivina humilis* (log rank = 815,07; $P < 0,001$). La probabilidad de supervivencia fue significativamente menor (es decir, la remoción de frutos fue más rápida) en el sitio continuo de Santo Domingo para estas dos especies (figuras 2A y 2B). Sin embargo, *Rivina humilis* sólo mostró diferencias marginalmente significativas entre el sitio continuo B y el fragmento a (log rank = 2,98; $P = 0,084$).

Las especies leñosas arborescentes, arbustivas y herbáceas, tanto nativas como exóticas, presentan una supervivencia acumulada de frutos significativamente mayor (i.e., menor remoción) en los fragmentos de bosque pequeño en comparación a los sitios de bosque continuo (cuadro 2). En las especies leñosas arborescentes, los frutos de *Celtis ehrenbergiana* fueron removidos un 27 % más rápido en el sitio continuo, al igual que los de *Lycium cestroides* (56 %) y *Zanthoxylum coco* (47 %). De la misma forma y para los sitios continuos, los frutos de las especies tanto arbustivas como herbáceas fueron removidos más rápidamente en la siguiente proporción: *Rivina humilis* (40 %), *Passiflora morifolia* (50 %) y *Solanum argentinum* (12 %). Al analizar las tendencias encontradas para las dos especies de *Passiflora* en particular, se puede observar que la probabilidad de supervivencia de los frutos es significativamente menor en los sitios continuos (log rank = 361,24; $P < 0,001$) (figura 3A), aunque finalmente también se remueve la totalidad de los frutos en el fragmento pequeño de bosque que se encontraban presentes.

De los resultados de los sitios continuos emerge un interesante análisis comparativo de la remoción de frutos de las especies leñosas nativas y exóticas en relación con las densidades poblacionales. Así, entre las especies arbustivas *Lantana camara* (exótica) y *Lantana grisebachii* (nativa) se observa que la supervivencia de los frutos de esta última fue significativamente mayor (figura 3B), aunque presentó una menor abundancia respecto a la exótica

Cuadro 2. Comparación del tiempo promedio (días) de supervivencia de frutos de especies leñosas arborescentes y especies con otras formas de vida, entre fragmentos y sitios continuos de bosque. Abreviaturas: ET = error típico, log rank = prueba de Mantel Cox, P = probabilidad.

Mean fruits survival time (days) between fragments and continuous forest for woody plant species or species with other life forms. ET = standard error, log rank = test of Mantel Cox, P = probability.

Especies	Días (ET)		log rank	P
	Fragmentos	Sitios de bosque continuo		
Leñosas arborescentes				
<i>Celtis ehrenbergiana</i>	68,95 (1,4)	50,19 (1,3)	119,11	< 0,0001
<i>Lycium cestroides</i>	72,46 (1,2)	31,41 (1,2)	71,75	< 0,0001
<i>Zanthoxylum coco</i>	53,14 (1,2)	28,32 (1,1)	169,34	< 0,0001
Otra forma de vida				
<i>Rivina humilis</i>	33,81 (0,69)	20,3 (0,63)	142,67	< 0,0001
<i>Solanum argentinum</i>	82,57 (0,22)	73,03 (0,36)	250,48	< 0,0001
<i>Passiflora morifolia</i>	63,46 (0,86)	31,65 (1,03)	294,33	< 0,0001

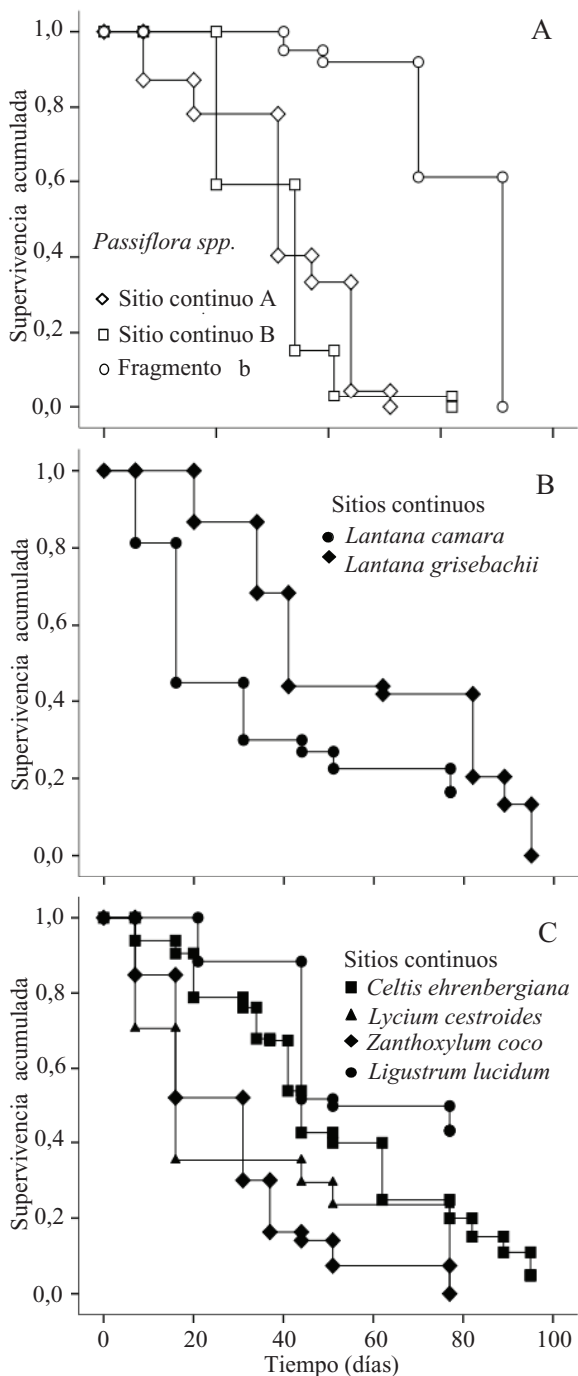


Figura 3. Supervivencia acumulada de frutos de A) dos especies de *Passiflora* en sitios continuos y en un fragmento de bosque chaqueño. *Passiflora morifolia*: sitio continuo A y fragmento b; *Passiflora suberosa*: Sitio continuo B, B) *Lantana camara* (exótica) y *Lantana grisebachii* (nativa) y C) *Celtis ehrenbergiana*, *Lycium cestroides*, *Zanthoxylum coco* (nativas) y *Ligustrum lucidum* (exótica) en un sitio continuo de bosque chaqueño.

Accumulated survival of fruits for: A) two *Passiflora* species at continuous sites and one forest fragment. *Passiflora morifolia*: continuous A and forest fragment b; *Passiflora suberosa*: continuous site B, B) *Lantana camara* (exotic) and *Lantana grisebachii* (native) and, C) *Celtis ehrenbergiana*, *Lycium cestroides*, *Zanthoxylum coco* (natives) and *Ligustrum lucidum* (exotic) at a continuous site of Chaco forest.

(cuadro 1). Para la especie exótica, la velocidad de remoción de los frutos es significativamente mayor con un 57,6 % respecto a la nativa (log rank = 38,48, $P < 0,0001$; figura 3B). Por otro lado, *Ligustrum lucidum* (leñosa exótica) presentó una remoción de frutos significativamente menor en comparación con las tres especies leñosas nativas (figura 3C) y a la vez la menor abundancia poblacional (cuadro 1). Los resultados demuestran que, contrariamente a lo encontrado en los arbustos de las dos especies de *Lantana*, la mayor velocidad de remoción de los frutos se da en las leñosas arborescentes nativas respecto a la exótica (*Ligustrum lucidum*). En particular, la velocidad de remoción fue significativamente mayor en las especies nativas con respecto a *Ligustrum lucidum* (13,4 % para *Celtis ehrenbergiana*, log rank = 121,54; $P < 0,0001$; 45,8% para *Lycium cestroides*, log rank = 103,78; $P < 0,0001$; y en un 48,9 % para *Zanthoxylum coco*, log rank = 611,41; $P < 0,0001$; figura 3C).

DISCUSIÓN

Agentes dispersores. Todas las especies de aves frugívoras registradas en los sitios de bosque estudiados son consideradas para la región con estatus de residentes permanentes (Dardanelli 2006, Narosky e Izurieta 2006). Sin embargo, muchas de estas especies utilizan diferentes tipos de hábitat ya que además del bosque chaqueño son también comunes en sabanas o pastizales, como el caso de *Turdus chiguanco* y *Saltator aurantiirostris*, o en zonas rurales y poblados, como *Thraupis bonariensis*, *Pitangus sulphuratus* y *Mimus saturninus* (Narosky e Izurieta 2006). En relación con *Saltator aurantiirostris* y *Thraupis bonariensis*, Dardanelli (2006) las menciona como especies de bosque, no coincidiendo por lo señalado por Narosky e Izurieta (2006).

Para el bosque chaqueño fragmentado del centro de Argentina, se cita como especie de ave generalista de hábitat a *Pitangus sulphuratus*, a *Mimus saturninus* para hábitat de borde y a *Turdus chiguanco* como generalista y visitante invernal, a diferencia de las otras especies que son citadas como residentes permanentes y de hábitat boscoso en esta región (Dardanelli 2006). De acuerdo a los resultados, la avifauna observada es relativamente común para un mosaico de paisaje heterogéneo y sin requerimientos de hábitat estrictos, lo cual no permitiría explicar las diferencias en las tasas de remoción de frutos entre los sitios de bosque continuo y los fragmentos pequeños. Sin embargo, en ausencia de un relevamiento sistemático de las aves para cada sitio, es probable que otras especies con nicho frugívoro no fueran registradas y sí resulten con preferencias hábitat boscoso que explicarían las mayores tasas de remoción de frutos en sitios de bosque continuo. Por otro lado, algunas plantas como *Celtis ehrenbergiana* muestran gran producción de frutos y sobre ellas se observaron visitas de aves consumiendo frutos en todos los sitios. Sin embargo, la remoción de frutos fue más rápida en los sitios de bos-

que continuo en comparación a los fragmentos pequeños. Una probable explicación sería que las aves, a pesar que pueden moverse por los agro-ecosistemas, prefieran mayores extensiones de bosque para alimentarse y/o residir y entonces sí se relacionarían con la remoción más rápida de los frutos en los sitios de bosque continuo. Asimismo, las diferencias de abundancia relativa registrada en plantas de *Celtis ehrenbergiana* entre los sitios, podrían explicar las tendencias encontradas en los resultados de velocidad de remoción de frutos. Por otro lado, grupos de fragmentos no suficientemente aislados facilitarían el movimiento de aves entre ellos, utilizando el agro-ecosistema como un único paisaje integrado. Esta situación explicaría por qué algunas aves dispersoras de frutos se observan tanto en fragmentos pequeños como en el bosque continuo.

Remoción de frutos, cambios en diversidad y densidad de las especies. Los resultados mostraron tendencias que ameritan estudios más acabados y particularmente focalizados en la mayor intensidad de remoción de frutos en los sitios de mayor superficie de bosque, donde las especies ornitócoras con velocidades de remoción más alta presentaron también las densidades más altas. Estos resultados preliminares sugieren que la abundancia o riqueza de dispersores podría ser más alta en sitios con mayor superficie de bosque y su comportamiento se relacionaría también con la mayor oferta de frutos producto de mayor densidad poblacional de algunas especies ornitócoras. Estas tendencias preliminares, en el contexto de la fragmentación del paisaje, podría tener implicancias tanto para las especies nativas como exóticas.

Varios factores relacionados con las plantas, los animales y las interacciones, contribuyen simultáneamente a que las tasas de remoción varíen considerablemente, dificultándose el establecimiento de patrones generales (Izhaki 2002). Por ejemplo, en el trabajo se plantea que la fragmentación del bosque se relaciona negativamente con los dispersores, en el sentido de que ciertas especies de aves frugívoras sean excluidas del sistema o se altere su abundancia, afectándose tanto la dispersión como también la tasa de remoción de los frutos (Cordeiro y Howe 2003, Galetti *et al.* 2003, Gosper *et al.* 2005, Aguilar *et al.* 2009). Sin embargo y como fuera señalado en trabajos anteriores (Galetti *et al.* 2003, Galetto *et al.* 2007, Ferreras *et al.* 2008), los resultados muestran también que las interacciones mutualista planta-dispersor serían afectadas diferencialmente (*i.e.*, especie-específica, dependiendo de la especie de planta ornitócora) en el contexto de la fragmentación del bosque. Por otro lado, estudios realizados en México mostraron que la fragmentación no afectaría a la dispersión de frutos (Ortiz-Pulido *et al.* 2000, Graham *et al.* 2002) y que los fragmentos de bosque, por la alta conectividad, favorecerían una movilidad constante de las aves entre las diferentes unidades del mosaico vegetacional (Ortiz-Pulido *et al.* 2000). En resumen, los resultados muestran que en algunas plantas la remoción de frutos se

relaciona negativamente con la fragmentación del bosque, mientras que en otras la remoción de frutos aumenta con la disminución del tamaño de los fragmentos, como es el caso de *Ligustrum lucidum*, una planta invasora en el centro de Argentina (Ferreras *et al.* 2008).

En todas las especies de plantas consideradas en este trabajo en que se pudo comparar la tasa de remoción de frutos entre sitios de bosque continuo y fragmentos pequeños, siempre fue más rápida en los sitios continuos, lo cual supuestamente estaría en relación con una mayor riqueza o abundancia de los agentes dispersores (Cordeiro y Howe 2003, Galetti *et al.* 2003) o con una mayor visibilidad de los frutos. Lo anterior sugiere que los frutos presentes en áreas más iluminadas, al ser más visibles, podrían ser detectados y consumidos más rápidamente (Galetti *et al.* 2003). Este supuesto podría estar ocurriendo en el bosque Chaqueño de la región de estudio, ya que los sitios de bosque continuo respecto a los fragmentos pequeños eran más abiertos e iluminados (posiblemente por la mayor carga ganadera que usualmente tienen los sitios de bosque continuo) y porque presentan una mayor diversidad de dispersores, todo lo cual contribuiría a una más rápida remoción de los frutos. Por otro lado, algunos estudios muestran que los movimientos de aves son mayores dentro de bosques continuos que entre fragmentos (Van Houtan *et al.* 2007), lo cual en plantas auto-incompatibles es importante al estar relacionado con las posibilidades de distribución de la diversidad genotipos en el paisaje. Este análisis detallado sería importante de ser considerado con las plantas leñosas del bosque chaqueño, donde abundan especies auto-incompatibles (Morales y Galetto 2003).

En el paisaje, la dinámica poblacional de plantas se relaciona positivamente con la dispersión de frutos y semillas. En un extremo, las aves posibilitan que algunas especies de plantas mantengan sus poblaciones en el tiempo en fragmentos pequeños y aislados. Sin embargo, la llegada de propágulos no garantiza el establecimiento de nuevos individuos, porque es habitual que algunas especies tengan requerimientos especiales para la germinación y durante las primeras etapas de crecimiento (Nathan y Muller-Landau 2000). Una situación contraria se observa en otras especies, supuestamente menos exigentes, donde la colonización de una variedad de sitios es posible (Wehcncke *et al.* 2003). Sin embargo y en líneas generales, se ha mostrado que el proceso de fragmentación altera la diversidad y comportamiento de los animales frugívoros, lo cual provocaría una disminución en la cantidad de semillas dispersadas en fragmentos más pequeños y aislados respecto a los fragmentos grandes (Aguilar *et al.* 2009). Entender claramente esta dinámica podría ser de alto valor para la conservación. Sin embargo, el conocimiento sobre dispersión y recolonización en sitios aislados en paisajes modificados es aún exiguo (Lindenmeyer y Fischer 2006).

Dada la complejidad de las interacciones ecológicas que se establecen en el paisaje, es necesario entender cómo se relacionan los cambios en la dispersión con los procesos

de reclutamiento y establecimiento de plántulas y así modular la dinámica demográfica para las plantas en los fragmentos de bosque chaqueño. En resumen, la remoción de frutos y semillas en los fragmentos pequeños del bosque chaqueño fue menor que en los fragmentos de bosque más grandes, lo cual permite aproximarse al conocimiento de cómo las aves utilizan los distintos sitios de alimentación en agro-ecosistemas dominados por fragmentos pequeños de bosque. En el bosque chaqueño del centro de Argentina la mantención de las interacciones planta-dispersor, inclusive en fragmentos de muy pequeño tamaño, sugiere su gran potencial para la conservación y restauración de la biodiversidad.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a dos revisores anónimos por las valiosas sugerencias que mejoraron la versión final del trabajo, a las autoridades y personal de la comuna de La Rancherita y de la estancia Santo Domingo por su apoyo en el trabajo de campo al permitirnos utilizar distintos sitios de bosque. Además, agradecemos al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y a la Secretaría de Ciencia y Tecnología de la Universidad Nacional de Córdoba por el financiamiento de este trabajo.

REFERENCIAS

- Aguilar R, L Ashworth, L Cagnolo, M Jausoro, M Quesada, L Galetto. 2009. Dinámica de interacciones mutualistas y antagonistas en ambientes fragmentados. In Medel R, MA Aizen, R Zamora eds. *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Santiago, Chile. Universitaria. p. 199-230.
- Aguilar R, L Ashworth, L Galetto, MA Aizen. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters* 9: 968-980.
- Bleher B, K Böhning-Gaese. 2006. Enhanced seed dispersal of *Prunus africana* in fragmented and disturbed forests? *Oecologia* 147: 238-252.
- Cordeiro NJ, HF Howe. 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: 14052-14056.
- Dardanelli S. 2006. Dinámica de comunidades de aves en fragmentos de bosque de la provincia de Córdoba. Tesis doctorado en Ciencias Biológicas. Córdoba, Argentina. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. 175 p.
- Dennis AJ, EW Schupp, RJ Green, DA Westcott. 2007. Seed dispersal. Theory and its application in a changing world. Oxfordshire, United Kingdom. CAB International. 684 p.
- Donoso, DS, Grez, AA, Simonetti JA. 2004. Effects of forest fragmentation on the granivory of differently sized seeds. *Biological Conservation* 115: 63-70.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- Ferreras AE, C Torres, L Galetto. 2008. Fruit removal of an invasive exotic species (*Ligustrum lucidum*) in a fragmented landscape. *Journal of Arid Environments* 72: 1573-1580.
- Ferreras AE, L Galetto. 2010. From seed production to seedling establishment: Important steps in an invasive process. *Acta Oecologica* 36: 211-218.
- Galetti M, CP Alves-Costa, E Cazetta. 2003. Effects of forest fragmentation, anthropogenic edges and fruit colour on the consumption of ornithocoric fruits. *Biological Conservation* 111: 269-273.
- Galetto L, Aguilar R, Musicante M, Astegiano J, Ferreras A, Jausoro M, Torres C, Ashworth L, C Eynard. 2007. Fragmentación de hábitat, riqueza de polinizadores, polinización y reproducción de plantas nativas en el Bosque Chaqueño de Córdoba, Argentina. *Ecología Austral* 17: 67-80.
- Graham C, JE Martínez-Leyva, L Cruz-Paredes. 2002. Use of Fruiting Trees by Birds in Continuous Forest and Riparian Forest Remnants in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Biotropica* 34: 589-597.
- Grilli G, L Galetto. 2009. Remoción de frutos de una especie invasora (*Lantana camara* L.) en el Bosque Chaqueño de Córdoba (Argentina). *Ecología Austral* 19: 149-156.
- Izhaki I. 2002. The role of fruits traits in determining fruit removal in east Mediterranean ecosystems. In Levey DJ, WR Silva, M Galetti eds. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. Oxfordshire, United Kingdom. CAB International. p. 161-175.
- Lindenmayer DB, J Fischer. 2006. Tackling the habitat fragmentation panchreston. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 127-132.
- Montaldo N. 2000. Éxito reproductivo de plantas ornitócoras en un relicto de la selva subtropical en Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 73(3): 511-524.
- Morales CL, L Galetto. 2003. Influence of Compatibility System and Life Form on Plant Reproductive Success. *Plant biology* 5: 567-573.
- Narosky T, D Izurieta. 2003. Aves de Argentina y Uruguay: guía para la identificación. Buenos Aires, Argentina. Vazquez Mazzini Editores. 348 p.
- Nathan R, HC Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 278-285.
- Ortiz-Pulido R, J Lavorde, S Guevara. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: Consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica* 32: 473-488.
- Pizo MA. 2007. Frugivory by birds in degraded areas of Brazil. In Dennis AJ, EW Schupp, RJ Green, DA Westcott eds. *Seed dispersal. Theory and its application in a changing world*. Oxfordshire, United Kingdom. CAB International. p. 615-627.
- Sánchez Hümöller HL. 2009. Remoción de frutos de *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm. por aves en un gradiente de fragmentación del Bosque Chaqueño. Tesis de grado Biología. Córdoba, Argentina, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. 30 p.
- Van Houtan KS, SL Pimm, JM Halley, RO Bierregaard Jr, TE Lovejoy. 2007. Dispersal of Amazonian birds in continuous and fragmented forest. *Ecology Letters* 10: 219-229.
- Varela O. 2004. Frugivoría y dispersión de semillas por 13

- especies de vertebrados del Chaco Salteño, Argentina. Tesis doctorado en Ciencias Biológicas. Córdoba, Argentina. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. 170 p.
- Wehncke EV, SP Hubbell, RB Foster, JW Dalling. 2003. Seed dispersal patterns produced by white-faced monkeys: implications for the dispersal limitation of neotropical tree. *Journal of Ecology* 91: 677–685.
- Wright SJ. 2007. Seed dispersal in anthropogenic landscapes. In Dennis AJ, EW Schupp, RJ Green, DA Westcott eds. Seed dispersal. Theory and its application in a changing world. Oxfordshire, United Kingdom. CAB International. p. 599-614.
- Zak M, M Cabido, JG Hodgson. 2004. Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biological Conservation* 120: 589–598.

Recibido: 09.02.11

Aceptado: 22.11.11

